



**REVUE GÉNÉRALE**

DE

**BOTANIQUE**



REVUE GÉNÉRALE  
DE  
**BOTANIQUE**

FONDÉE PAR GASTON BONNIER

DIRIGÉE PAR

M. Marin MOLLIARD

MEMBRE DE L'INSTITUT

DOYEN HONORAIRE DE LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

---

TOME QUARANTE-SIX

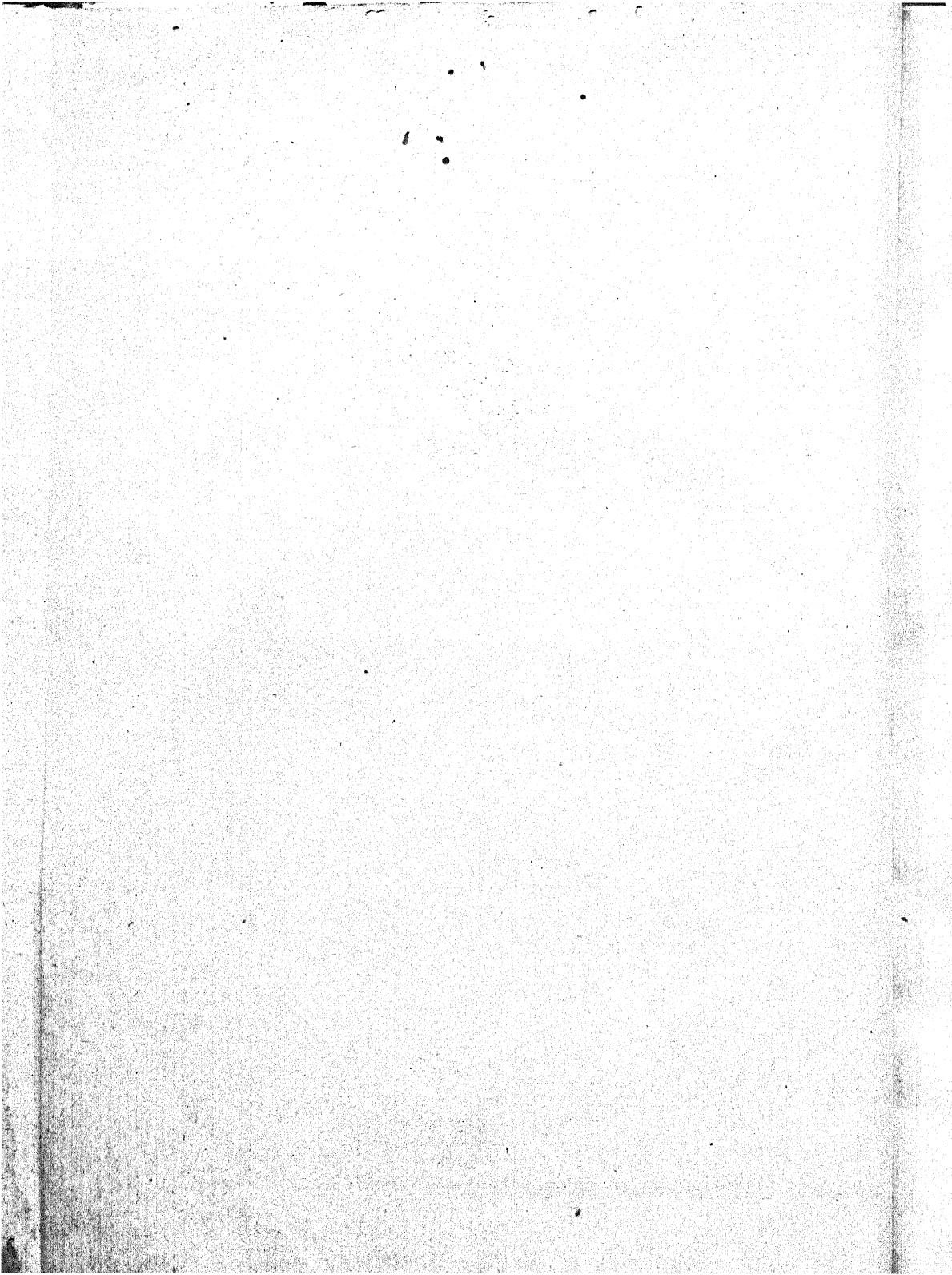
---

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

—  
1934



# ÉTUDE BIOCHIMIQUE DE *BACTERIUM XYLINUM*

par Mlle GOZIC

## INTRODUCTION

L'étude biochimique d'une bactérie peut être envisagée de trois points de vue différents :

1<sup>o</sup>. — On envisage, d'une façon statique, les réactions chimiques déterminées par la Bactérie. Ainsi G. BERTRAND a montré que *B. xylinum* oxyde la glycérine en dioxyacétone. TARR et HIBBERT, Mme Y. KHOUVINE ont dressé, avec cette même bactérie, des bilans complets, tenant compte de l'oxygène absorbé, du CO<sub>2</sub> dégagé, des polyalcools transformés, enfin de la cellulose formée. Cette biochimie statique a pris naissance avec les travaux de Pasteur ; elle est le meilleur fondement de la classification des bactéries.

Jusqu'ici, *B. Xylinum* avait été étudiée en présence d'oxygène ; l'oxygène n'est qu'un cas particulier des corps oxydants ; il est possible de le remplacer par des colorants accepteurs d'hydrogène qui ont l'avantage de donner des équilibres réversibles. Les travaux de l'école biochimique moderne, de W. M. CLARK, ont fait connaître la théorie des potentiels d'oxydoréduction, et des oxydations sans intervention d'oxygène libre. *B. xylinum* réduit parfaitement en anaérobiose, toute une gamme de colorants, tandis qu'il apparaît dans la solution des corps réducteurs. L'activité oxydante des bactéries cétogènes apparaît donc indépendante de la présence d'oxygène. Il m'a été ainsi possible de généraliser à *B. xylinum* des résultats acquis par WIELAND, BERTHO et leur école pour les bactéries

## CHAPITRE PREMIER

### *BACTERIUM XYLINUM*

---

- § 1. — Caractères généraux.
- § 2. — Morphologie. Obtention d'une souche.
- § 3. — Nature de la membrane.
- § 4. — Milieux propres au développement.
- § 5. — Facteurs agissant sur la croissance.
- § 6. — Place dans la classification.

#### § 1. — Caractères généraux.

*Bacterium xylinum* est une bactérie acétique, cétogène découverte par BROWN en 1886. Dans son mémoire « Un ferment acétique qui produit de la cellulose » il étudie tous les principaux caractères de cette nouvelle bactérie isolée de la mère du vinaigre. Elle diffère essentiellement des bactéries acétiques connues par la propriété qu'elle a de former, sur les milieux qui lui sont favorables, une membrane épaisse qui a les propriétés et la composition de la cellulose, en particulier sa solubilité dans la liqueur cupro-ammoniacale, d'où son nom de *Bacterium xylinum*.

En 1896, Gabriel BERTRAND, étudiant le sucre de Pelouze (1882) ou sorbose, s'aperçoit que celui-ci ne préexiste pas dans le jus de sorbes, mais qu'il provient de la transformation du sorbitol en sorbose sous l'influence d'un microbe, véhiculé par la mouche des vinaigreries, *Drosophila cellaris*.

« Je le crois, dit-il, sinon identique au *Bacterium xylinum* de BROWN, du moins très rapproché de celui-ci. » et, dans une série de mémoires de 1896 à 1904, puis dans sa thèse en 1904, Gabriel BERTRAND étudie longuement les propriétés chimiques du microbe

qu'il appelle bactérie du sorbose et dont EMMERLING montre en 1899 l'identité avec *Bacterium xylinum*.

Cette bactérie a été étudiée par de nombreux auteurs.

Les caractères morphologiques ont été déterminés par BROWN, (1886), G. BERTRAND (1896), HENNEBERG (1926).

Différentes manières de se procurer la bactérie ont été appliquées, par BROWN, G. BERTRAND, S. HERMANN (1928).

De nombreux travaux sont relatifs à la membrane de *B. xylinum* dont la nature a été fort discutée. BROWN, (1886) BROWNE, (1906) sont pour sa nature cellulosique; EMMERLING (1889), G. BERTRAND (1904), contre: mais la question a été définitivement réglée par l'affirmative grâce aux travaux de EGGERT, LUFT (1930), HIBBERT et BARSHA (1931), Y. KHOUVINE, CHAMPETIER et SUTRA (1931).

Les milieux de culture employés sont très divers, tant naturels pour conserver la souche, qu'artificiels pour cultiver la bactérie. BROWN ayant découvert *B. xylinum* dans la mère du vinaigre, emploie tout naturellement le vin et, G. BERTRAND l'ayant trouvé dans le jus de sorbe préconise les jus de fruits; quant à S. HERMANN, il préfère le thé puisqu'il a trouvé *B. xylinum* dans le Kombucha utilisé dans l'Europe Centrale et Orientale pour préparer une boisson fermentée à partir du thé sucré, boisson appelée en Russie Theekvas.

Les différents travailleurs portent leur choix sur le procédé qui leur est le plus facile, et tous emploient, comme milieu d'étude, la décoction de levure ou le milieu synthétique de TARR et HIBBERT que nous verrons plus loin, additionnés d'un aliment.

Différents facteurs agissent sur la croissance : la température, la concentration, le pH, l'épaisseur de la couche. Certaines qualités sont indispensables aux souches utilisées pour l'ensemencement; mais, grâce à ses propriétés tout à fait particulières, *B. xylinum* occupe une place bien déterminée dans la classification des bactéries acétiques.

## § 2. — Morphologie. — Obtention d'une souche.

*Bacterium xylinum* se présente sous forme de bâtonnets, de 2 à 3  $\mu$  de longueur, sur 0,5 environ d'épaisseur, enveloppés dans une substance formée de cellulose.

Les bâtonnets sont facilement colorés par les couleurs d'aniline contrairement à la substance qui les englobe.

Dans les cultures anciennes, on voit, à la place des bâtonnets, des granulations sphériques ayant à peu près  $0 \mu$ , 5 de diamètre qui sont peut-être des spores. BROWN a trouvé dans les milieux défavorables de longs fils ressemblant à des *Leptothrix*.

La culture commence par un ou plusieurs flocons très transparents qui reposent au fond des matras et croissent lentement jusqu'à la surface du liquide : dès ce moment, toute la masse microbienne vient s'étaler à l'air en plein contact avec l'oxygène.

Il est bon de favoriser la montée de la zooglée dans les milieux profonds par agitation giratoire ascensionnelle du liquide. La présence d'un dépôt au fond des matras est propice à la croissance de la zooglée à laquelle il sert de support. La membrane qui se forme s'épaissit progressivement et peut atteindre plusieurs centimètres d'épaisseur. Si un choc la détache de la surface, elle peut, soit venir mourir au fond du matras, soit s'enfoncer légèrement, et former une autre membrane. Par ce moyen nous avons obtenu une épaisseur de 10 cm. de zoogées superposées et il ne semble pas y avoir d'autre limite que la hauteur de la couche de liquide. En milieu solide les cultures, forment à la surface ou à une très faible distance de celle-ci, des colonies rondes et opaques qui produisent sur la périphérie une très légère liquéfaction de la gélose. Leur dimension est de 1 à 1mm 5 (MARKOFF et ZLATAROFF, 1926).

Tous les auteurs ont cultivé *B. xylinum* en aérobiose ; Hugo HAEHN et Margot ENGEL n'ont pu obtenir de croissance en anaérobiose. Nous verrons plus loin, au chapitre V, qu'il est parfaitement possible, en présence de colorants de potentiel d'oxydo-réduction convenable ( $rH^2$  supérieur à 8) de faire croître la bactérie en anaérobiose parfaite, en tubes vides d'air et scellés. Il se forme en 10 jours, de petites zoogées bien caractérisées, de 1 cm<sup>2</sup> environ, aux dépens de la réduction de la matière colorante. Cette expérience, sur une bactérie aérobie, est tout à fait nouvelle..

On peut employer plusieurs méthodes pour obtenir une souche de *B. xylinum*. Différents auteurs l'ont extraite de jus de fruits : en 1928, Siegwart HERMANN l'a isolée du Kombucha, G. BERTRAND se la procure par l'intermédiaire de la *Drosophila cellaris* qui la

véhicule habituellement. Tous nos essais pour nous la procurer par ce moyen furent vains.

Nous avions placé dans le laboratoire (Paris) des conserves de 250 cc<sup>3</sup> remplies aux 3/4 de différents appâts : jus de cerises, jus de sorbes, mélange de vin, vinaigre et eau en proportions égales. Les mouches vinrent s'y noyer et apportèrent quantité de levures de toutes espèces, mais pas de bactérie de sorbose, et les essais furent nuls en été comme en hiver ; sans doute les mouches recueillies n'avaient pas rencontré la bactérie cherchée.

Nous fûmes plus heureux en suivant la méthode de BROWN : en partant d'une mère du vinaigre qui nous fut fort aimablement donnée par M. LEMOIGNE, de l'Institut Agronomique, et qui contenait la bactérie. D'autre part, M. SCHOEN, de l'Institut Pasteur, mit obligamment à notre disposition une souche pure.

La bactérie provenant de la mère du vinaigre est purifiée par un repiquage sur gélose inclinée. Il suffit de procéder de la manière suivante : on prend avec le fil de platine, flambé et refroidi, la partie gélatineuse et translucide ; on la porte dans un matras ou une conserve contenant un mélange de parties égales de vin et d'eau plus 10 % de vinaigre ; en quelques jours, on a une jolie membrane, et, à partir de celle-ci on ensemence par stries, avec la même prise sur trois tubes successivement. Les colonies sont ainsi de plus en plus espacées et l'on obtient une souche pure en deux ou trois repiquages.

### § 3. — Nature de la membrane.

La nature de la membrane a été très discutée. BROWN, en s'appuyant sur la solubilité de celle-ci dans la liqueur de Schweitzer, affirme sa nature cellulosique (1886). En effet, c'est là selon FRÉMY et URBAIN (1881) une réaction caractéristique de la cellulose. EMMERLING, dans son étude comparée sur *Bacterium xylinum* et la Bactérie du sorbose de Gabriel BERTRAND (1899) prépare des membranes qui ne sont que très légèrement solubles dans la liqueur cupro-alcaline, elles contiennent de 2 à 3% d'azote ; de plus, traitées par l'acide chlorhydrique, elles fournissent un produit cristallin qui ressemble au chlorhydrate de glucosamine et EMMERLING en conclut que la mem-

brane n'est pas constituée par de la cellulose pure mais qu'elle renferme aussi de la chitine ou une substance analogue.

Gabriel BERTRAND se range à cette opinion et dit même : « l'appellation de *Bacterium xylinum* ne serait pas tout à fait exacte puisque le microbe s'enveloppe non pas de cellulose mais de véritable chitine. » (1904)

La question est provisoirement abandonnée, mais BROWNE (1906) étudiant la membrane formée par un organisme qu'il croit identique à *Bacterium xylinum* ne peut confirmer les résultats d'EMMERLING : 1 % seulement de la membrane est insoluble dans la liqueur cupro-ammoniacale et surtout, elle ne contient pas 2 mais 0,2 % d'azote. Donc, si la chitine est présente, c'est seulement à l'état de traces. VAN WISSELINGH emploie de même la réaction cupro-ammoniacale pour rechercher la cellulose dans les cultures de dix-sept bactéries. *Bacterium xylinum* lui donne un résultat positif.

Enfin, en 1930, EGGERT et LUFT étudient aux rayons X des membranes séchées et trouvent qu'elles donnent des diagrammes identiques à ceux qu'on obtient avec la cellulose. IPATJEF obtient les mêmes résultats.

En 1931, H. HIBBERT et J. BARSHA montrent que la membrane de *Bacterium xylinum* présente certains caractères chimiques de la cellulose, elle peut s'acétyler et après désacétylation donne un diagramme de diffraction aux rayons X semblable à celui de la cellulose des végétaux. Mme Y. KHOUVINE, G. CHAMPETIER et R. SUTRA (1931) obtiennent des résultats comparables à ceux de H. HIBBERT et J. BARSHA. Ils utilisent des polyalcools contenant un nombre très différent d'atomes de carbone : glycérol (3), sorbitol (6),  $\alpha$ -gluco-heptitol (7) et montrent que les membranes isolées des bouillons de culture sont de véritables membranes de cellulose.

« Simplement lavées à l'eau et pressées elles donnent un diagramme de diffraction des rayons X identique à celui fourni par les linters de coton. Séchées sous tension elles donnent des phénomènes d'orientation comparables à ceux obtenus par du coton en fibre. Après purification par épuisement au chloroforme, blanchiment à la soude à 2 % et à l'hypochlorite de sodium à 0,5 % les membranes présentent la résistance du parchemin. »

Mme Y. KHOUVINE, G. CHAMPETIER et R. SUTRA réalisent même la formation de dérivés nitrés et le phénomène de mercerisation.

La seule différence avec la cellulose du coton est « la plus grande difficulté à obtenir les dérivés correspondants ». Selon les auteurs, la dissolution dans la liqueur de Schweitzer est difficile à réaliser, mais le produit reprécipité de cette solution donne bien, comme dans le cas du coton, le diagramme de la cellulose mercerisée.

SCHMIDT, ADERER et SCHEGG (1931) étudient également les propriétés des celluloses synthétiques obtenues par l'action de bactéries en employant l'analyse aux rayons X, l'hydrolyse et l'acétolyse.

R. SUTRA poursuivant son étude montre (1932) que l'azote des membranes n'est pas dû à la chitine mais aux protéines des corps bactériens contenus dans la membrane : le taux d'azote est trop faible (1,8 au lieu de 6,9 pour la chitine pure) et de plus, après une suite de traitements à la soude, à l'hypochlorite de sodium, à l'eau, à l'alcool, à l'éther qui laisseraient la chitine inattaquée, il n'y a pratiquement plus d'azote dans les membranes. « La chitine ne fait pas partie, même en faible proportion, de la membrane d'*Acetobacter xylinum* », et SUTRA croit cette dernière très proche de la tunicine ; Ces derniers travaux effectués avec beaucoup de soin ne nous permettent pas de douter de la nature cellulosique de la membrane de *Bacterium xylinum*.

Quant au critérium considéré longtemps comme primordial, du degré de solubilité de la membrane de *Bacterium xylinum* dans la liqueur de Schweitzer, il n'a qu'une valeur relative. Il ne dépend pas de l'atomicité des aliments employés. (Mme Y. KHOUVINE, G. CHAMPETIER et R. SUTRA obtiennent des celluloses identiques avec des polyalcools à 3,6 et 7 atomes de carbone) mais peut-être de la nature de ceux-ci : les celluloses des polyalcools sont-ils peu solubles, les celluloses des oses et des alcools plus solubles ? (BROWN, BROWNE).

#### § 4. — Milieux propres au développement.

##### I. Milieux liquides.

###### a) Milieux naturels.

BROWN utilisait comme milieu de culture une dilution au demi de vin rouge additionnée de 1 % d'acide acétique sous forme de vinaigre ordinaire.

Les jus d'un grand nombre de fruits sont propres au développement de *Bacterium xylinum*, principalement ceux qui renferment du sorbitol ou du mannitol, donc particulièrement les sorbes, les cerises, les pommes, les abricots, les prunes, les poires (donc pomacées et amygdalacées) (G. BERTRAND). Nous avons utilisé les jus des deux premières espèces de fruits. MARKOFF et ZLATAROFF (1926) l'ont cultivé sur jus de raisin.

Le jus de sorbes est préparé à partir de sorbes fraîches, égrénées, écrasées et débarrassées des sucres fermentescibles et de la pectine. Nous avons traité les sorbes par la levure pressée de boulanger, dans la proportion de 100 grammes de levure pour 5 kg de fruits et abandonné deux ou trois semaines à l'étuve à 28°. Après filtration sur tamis et sur papier, nous avons conservé le jus de sorbes dans des flacons bien remplis pour éviter l'oxydation par l'air et additionnés de 50 mg. d'acide monobromacétique par litre. (L. GENEVOIS)

Le jus de cerises peut être préparé de la même manière, mais celui que nous avons utilisé nous a été obligamment fourni par la maison Hédiard de Paris (jus de cerises naturel, non sucré).

Ces milieux doivent être stérilisés avant l'emploi, soit par filtration sur bougie Chamberland, soit, ce qui est plus facile, par chauffage à 105°, pendant 10 minutes, cela suffit à cause de l'acidité. Gabriel BERTRAND (1904) donne même des précautions spéciales pour le jus de sorbes, qui, chauffé devient facilement antiseptique pour la bactérie. « Cette transformation du jus paraît tenir à la présence d'une substance, primitivement sans action, qui se dédoublerait par le chauffage en présence de l'eau et de l'acide malique. » Il suffit donc de porter le jus pendant deux ou trois minutes à l'ébullition, jusqu'à ce que la vapeur passe à travers le tampon. « On agite le liquide bouillant avec précaution de manière à le répartir sur la paroi du matras et à provoquer, grâce à la surchauffe, un vif départ de vapeur et enfin on porte à l'étuve à 25-30° »

Le jus employé ne doit pas contenir plus de 10 % de matières dissoutes : un jus trop riche ne permet pas la croissance de la bactérie. Il suffit, en général, de diluer le jus naturel de son volume d'eau pour obtenir un milieu parfaitement adéquat au développement de la bactérie.

## b) Milieux artificiels.

Les milieux naturels que nous venons de passer en revue sont complexes et difficilement utilisables pour l'étude des transformations chimiques; aussi BROWN, dès 1886, utilise une solution d'eau de levure contenant 3 % d'une substance sucrée, ou la solution minérale de PASTEUR :

1.000 cc d'eau distillée.

0,1 gr. de tartrate d'ammonium ou 1 gr. de carbonate d'ammonium.

1,0 gr. de cendres de levure.

3 gr. de substance sucrée (glucose par exemple).

Gabriel BERTRAND au début de ses recherches (1896) emploie la solution suivante :

Peptone .....	10 gr.
Phosphate monopotassique .....	0, 100
Phosphate de sodium cristallisé.....	0, 100
Chlorure de sodium fondu.....	0, 660
Sulfate de magnésium cristallisé.....	0, 060
Substance étudiée. ....	50 gr.

le tout dissous dans un litre d'eau ordinaire. Mais il remarque bientôt que toutes les peptones commerciales ne conviennent pas à la bactérie, il revient à la technique de BROWN et remplace peptones et sels par une décoction de levure à 5 % d'extrait sec.

Les peptones ou l'eau de levure seules produisent un faible développement de *Bacterium xylinum*, et TARR et H. HIBBERT qui étudient en 1931 la formation de membrane par cette Bactérie sur différents milieux, utilisent la solution suivante qui ne donne aucun développement en l'absence d'hydrates de carbone ou de composés hydrocarbonés.

Alcool éthylique. ....	5 ° oo
Asparagine .. ....	1 ° oo
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> .....	5 ° oo
NaCl.....	1 ° oo

L'asparagine est ici la source d'azote, l'alcool éthylique favorise la formation de la membrane.

Nous avons obtenu de très belles zoogées dans un milieu encore plus simple :

Eau ordinaire.	
Glucose .. ....	4 %

Dans tous nos travaux nous avons utilisé pour nos cultures soit le jus de cerises dilué au demi, soit l'autolysat de levure Sprin-

ger à 5 % d'extrait sec additionné du corps étudié dans la proportion de 4 %

L'autolysat est préparé en abandonnant à l'étuve à 28°, dans un flacon fermé d'une couche de un ou deux centimètres de toluène, de la levure pure de boulangerie (marque Springer) diluée dans quatre à cinq fois son poids d'eau. Après vingt-quatre heures on enlève le toluène et on chauffe à 85-90° pendant deux heures. La solution filtrée contient environ 40 % d'extrait sec, mais il est bon de la doser chaque fois.

*Bacterium xylinum* se développe rapidement sur couches minces, nous en verrons plus loin la raison, et c'est de cette manière qu'on l'étudie, mais, dans ces conditions, elle vieillit vite. Pour la conserver, il faut ensemencer sur couches profondes. L'on répartit donc les milieux étudiés ci-dessus dans des tubes à essai à raison d'une hauteur de 5 à 10 cm par tube.

Il est préférable de repiquer les souches sur jus de fruits, la bactérie conservant ainsi ses propriétés oxydantes, qu'elle perd partiellement quand elle est toujours ensemencée sur milieu synthétique. Pour la revivifier, il faut alors l'habituer peu à peu aux jus de fruits.

On peut y arriver en la repiquant successivement deux fois, dans chacun des mélanges suivants :

	4 parties de milieu synthétique pour	1 partie de jus de fruits
3	—	—
2	—	—
1	—	—
0	—	—

Avant de passer à l'étude des milieux solides utilisés pour le repiquage et la purification de *Bacterium xylinum*, nous tenons à rappeler un milieu liquide tout à fait particulier : c'est une décoction de thé sucré sur laquelle on ensemence *Bacterium xylinum*, on obtient en quelques jours une boisson très agréable, fort répandue en Tchécoslovaquie, en Bulgarie et sous le nom de Theekvas en Russie. Elle a été soigneusement étudiée par MARKOFF et ZLATAROFF (1926).

## II. Milieux solides.

On utilise les milieux gélosés que l'on prépare de la façon suivante, qui est une adaptation de la technique générale. On pèse 30 grammes de gélose sèche et on la fait macérer dans l'eau distillée.

Après une demi-heure, la gélose est suffisamment gonflée, si nous la laissons plus longtemps dans l'eau, elle s'y dissoudrait en partie.

On essore avec soin, et lave rapidement à l'eau, puis on dissout dans 950 cc d'eau distillée, en faisant bouillir à feu doux et en agitant fréquemment pour activer la dissolution. Quand la solution est refroidie vers 60°, on ajoute un blanc d'œuf battu dans 50 cc d'eau, on mélange et on porte à l'autoclave à 118° pendant 15 m.

Cette opération est le collage, et a pour but la clarification de la solution gélosée : l'albumine de l'œuf entraîne toutes les particules solides, et, après filtration on obtient un liquide parfaitement limpide. (Le mieux est de filtrer sur filtre Chardin mouillé dans l'autoclave chaud, le couvercle seulement posé. Pour éviter l'évaporation il est bon de recouvrir l'entonnoir d'une plaque de verre).

Verser alors dans l'entonnoir à répartition un mélange intime d'un volume de gélose filtrée chaude et d'un demi-volume de bouillon de levure glycérolée chaude et répartir rapidement dans des tubes préalablement stérilisés au four Pasteur, en versant trois doigts dans chaque tube.

Stériliser à l'autoclave à 115° pendant 30 minutes. Laisser refroidir l'autoclave jusqu'à 100°, ouvrir aussitôt, la vapeur qui sort sèche rapidement les cotonns. Dès que tout est sec, sortir les tubes et les incliner de façon à conserver un culot d'un centimètre de haut et une pente de gélose s'arrêtant au moins à un centimètre du coton. Les tubes doivent rester couchés 24 heures avant d'être utilisés.

Pour préparer la gélose au jus de sorbes ou de cerises, on opère comme précédemment jusqu'après la filtration de la gélose, mais on ajoute seulement un tiers de jus de fruit, préalablement chauffé à 60°, à la gélose et on répartit comme précédemment. On stérilise à l'autoclave pendant 10 minutes à 105°. L'acidité du jus de fruits oblige à employer une proportion plus grande de gélose.

### § 5. — Facteurs agissant sur la croissance.

#### a) Température.

La vitesse de croissance de *Bacterium xylinum* est très grandement influencée par la température. On n'obtient guère de reproduction avant 15°, les cultures sont de plus en plus rapides jusqu'à 28°, où elles atteignent leur maximum et la vitesse est à peu près cons-

tante jusqu'à 32°. La bactérie vit encore à 36°, mais toute division cesse pratiquement vers cette température.

b) Concentration.

La concentration en aliment azoté joue un certain rôle.

D'après Marjorie STEPHENSON, dans un milieu peptoné à moins de 2 °/oo, « le temps de génération » est inversement proportionnel à la concentration en peptone, au-dessus de 4 °/oo des concentrations plus élevées sont à peu près sans effet sur la croissance.

Avant de se fixer sur l'asparagine, TARR et H. HIBBERT ont fait une intéressante étude sur l'influence des sources d'azote. Dans les milieux sur thé sucré, c'est le thé qui est la source d'azote, et, si nous avons obtenu des cultures sur eau ordinaire (+ glucose), c'est parce qu'elle contenait des nitrates et des nitrites.

Nous avons toujours utilisé des autolysats de levure de même richesse en extrait sec (5 °/oo), justement pour pouvoir comparer entre eux les résultats obtenus.

La concentration en source de carbone est d'une très grosse importance. Dans notre étude de la croissance de *Bacterium xylinum* sur le β-glucoheptitol, nous verrons que les concentrations optimales sont 3 et 4 %. Ce sont les concentrations utilisées en général par les expérimentateurs. BROWN emploie des milieux à 3 %, G. BERTRAND le plus souvent des milieux à 5 %, TARR et H. HIBBERT à 2 % (sauf pour l'alcool propylique qu'ils emploient à 0,5 %).

Le milieu nutritif par excellence de *Bacterium xylinum* est le jus de fruits. A quoi donc est due cette supériorité ? Nous avons vu qu'un jus trop chauffé est « antiseptique » pour la bactérie, et que le jus de sorbes est plus fragile que le jus de cerises. G. BERTRAND croit qu'il se forme une substance antiseptique, nous pensons plutôt qu'une substance nutritive est détruite par la chaleur, substance qui est peut-être une vitamine.

C'est WILDIERS (1901) qui montra le premier la présence d'un facteur inconnu, le facteur « bios » : il emploie un milieu inorganique où le carbone et l'azote sont fournis par le saccharose et l'ammoniaque, il ne peut obtenir de croissance de la levure en employant des quantités de semences inférieures à un certain minimum de cellules par unité de volume. HOSOYA et KUROYA se sont attachés à l'étude

de ce facteur croissance pour un grand nombre de bactéries et ont obtenu des résultats remarquablement intéressants (1923).

Certains sels ont été employés dans les cultures de *Bacterium xylinum*, le chlorure de potassium, les phosphates, mais leur rôle n'est pas élucidé (TARR et HIBBERT. 1930).

G. BERTRAND et R. SAZERAC ont montré que l'activation de la fermentation acétique peut être provoquée par la présence de sels de manganèse (1913).

#### c) pH.

*Bacterium xylinum* n'est pas très exigeante vis-à-vis du pH de son milieu nutritif, nous avons vu en effet qu'elle pousse sur le jus de sorbes ou de cerises qui sont très acides et sur autolysat de levure qui a un pH voisin de la neutralité.

Il ne faut pas en conclure à l'indifférence de cette bactérie vis-à-vis du pH.

En effet, à un pH = 3 et à un pH = 7 le glycérol ne donne pas de dioxyacétone, selon A. VIRTANEN et Brita BÄRLUND (1926), le pH optimum de cette réaction semble être voisin de 5,6: l'optimum étant 5 pour la croissance.

HENNEBERG ajoute des phosphates acides au milieu nutritif synthétique employé dans la culture de bactéries acétifiantes, et leur attribue une influence favorable, ceci est sans doute dû au fait qu'ils tamponnent le milieu au pH voulu (1897-98).

VIRTANEN et Brita BÄRLUND préconisent les tampons au glycocolle (1926).

#### d) Épaisseur de la couche de liquide.

*Bacterium xylinum* est très avide d'oxygène, c'est en effet une bactérie oxydante. Il faut donc que l'air puisse pénétrer à l'intérieur du liquide.

D'ailleurs, nous avons vu que, dans toutes les cultures, la zooglée cherche à atteindre la surface et à s'y maintenir en plein contact avec l'air, aussi l'épaisseur de la couche de liquide est d'une importance primordiale, qui influe énormément sur la marche de la réaction. Dans notre préparation d'un sucre réducteur à partir du  $\beta$ -gluco-heptitol, nous verrons que les rendements, très mauvais

pour une couche de 5 cm d'épaisseur, sont excellents pour une couche de 3 cm.

Il ne faut pas employer cependant des couches trop minces : « une couche de 1 cm provoque au début une oxydation très rapide mais, plus tard, une couche de 3 cm a une action favorable sur la réaction » VIRTANEN et Brita BÄRLUND (1926), BERNHAUER et SCHÖN (1928), emploient des couches minces de 1 à 2 cm, mais il faut alors suivre l'oxydation de très près pour l'arrêter avant que le produit formé soit attaqué par la bactérie.

e) Qualités nécessaires aux souches utilisées pour l'ensemencement.

Les cultures qui servent aux ensemencements doivent être, de préférence, âgées de 5 à 15 jours, ce sont les plus vigoureuses. Il suffit cependant de repiquer la bactérie toutes les cinq semaines pour la conserver en bonne santé. Il est bon d'autre part d'accoutumer la bactérie au milieu qui doit être étudié.

On ensemence une bactérie provenant de jus de cerises (donc très oxydante) sur le milieu considéré et après quelques jours on repique dans les matras d'étude. C'est ce qu'on appelle faire un pied de cuve.

Il faut employer de très petites quantités de semence, comme le démontre l'expérience suivante : on ensemence sur glycérol à 4 % à partir d'une culture de 6 jours sur glycérol, en employant des quantités décroissantes de semence pure de 1 cc à 0,05, puis d'une dilution de 1 cc de cette semence dans 10 cc d'eau distillée, et enfin d'une dilution au 1/100 de la même semence, on constate que plus faible est la quantité de semence employée et plus vite la culture commence. Si même, au lieu d'ensemencer par le liquide, on emploie un morceau de zooglée, la culture est pénible.

TARR et HIBBERT recommandent d'employer des dilutions au 1 °/o : 0,1 de liquide d'une culture de 8 jours dans 10 cc d'eau distillée.

§ 6. — Place de *Bacterium xylinum* dans la classification.

*B. xylinum* qui transforme l'alcool éthylique en acide acétique est donc une bactérie acétifiante et, dès 1901, alors que seules des bactéries acétiques, *B. aceti* et *B. xylinum* étaient connues, G. BER-

TRAND et R. SAZERAC classaient les bactéries acétiques en bactéries cé togènes et bactéries acétogènes, chaque groupe comprenant seulement un représentant.

La famille s'est bien agrandie depuis et dans leur projet de classification des bactéries acétiques S. HERMANN et P. NEUSCHEUL les classent en bactéries cé togènes et acétogènes suivant la manière dont elles s'attaquent aux alcools et les transforment ou non en dérivés cétoniques (1931). Ils citent 8 bactéries acétogènes : *B. aceti*, *B. pasteurianum*, *B. aceto sum*, *B. ranscens*, *B. ascendens*, *B. vini acetati*, *B. kuntzingianum* et *B. ascendens* (HENNEBERG) et 5 bactéries cé togènes : *B. gluconium*, *B. xylinum*, *B. xyloïdes*, *B. orleanse*, *B. aceti* (HANSEN).

Tous ces microorganismes attaquent les alcools éthylique et propylique, tous sauf *B. ascendens* oxydent le glucose en acide glucuronique. Le lévulose est oxydé seulement par *B. gluconium*. *B. gluconium*, *xyloïdes* et *aceti* (HANSEN) excrètent de la sucrase. Aucune des bactéries n'est capable de s'attaquer au maltose et au lactose.

Nous croyons pouvoir joindre aux bactéries cé togènes : *Acetobacter suboxydans* de KLUYVER et LEEW (1924) *B. dioxyacetorum*, découverte par Artturi VIRTANEN et Brita BÄRLUND (1926), et peut-être *B. industrium acetobacter* de TEIZO TAKAHASAI et TOSHINOBU ASAII (1931).

Ce sont là des organismes nettement différents de *B. xylinum*. Il ne s'agit pas de variations d'une même bactérie, de celle dont la découverte n'est limitée que par la patience du chercheur. D'ailleurs s'il est facile de trouver de nombreuses espèces de levures, de moisissures, de ferment, d'algues qui donnent lieu à des représentants innombrables et dont chaque individu est quelquefois une espèce à lui seul, il est impossible de trouver des « familles » de *Bacterium xylinum*. C'est en effet une bactérie bien différenciée, aux caractères morphologiques nettement définis, aux propriétés chimiques immuables et dont la membrane a une composition absolument particulière. Evidemment nous obtiendrons quelques variantes de *Bacterium xylinum* suivant les origines : diverses mères de vinaigres donneront des bactéries qui ne seront pas absolument identiques, les cultures seront plus ou moins colorées, les bâtonnets seront plus ou moins grands, les vitesses d'oxydation des ali-

ments seront un peu différentes mais ce seront là des Bactéries semblables. Elles ne diffèrent pas plus que ne diffèrent entre eux les descendants d'une même souche ensemencés sur divers milieux et quelquefois moins, puisque nous avons vu que la bactérie perd ou acquiert ses propriétés oxydantes suivant le milieu sur lequel elle est cultivée.

Nous n'insisterons pas sur les bactéries acétiques acétogènes qui sont, par leur définition même, très différentes de *Bacterium xylinum*. Parmi les bactéries cétophages, il en est trois qui sont particulièrement voisines de *Bacterium xylinum*, ce sont : *Acetobacter suboxydans*, *B. gluconium* et *B. dioxyacetorum*.

Selon KLUYVER lui-même (1931), *Acetobacter suboxydans* est presque identique à *Bacterium xylinum*, cependant, comme l'indique ce savant, ces deux microorganismes sont bien d'espèce différente, car *Acetobacter suboxydans* dans n'importe quelles conditions, borne son action à la déshydrogénération d'un groupement alcool secondaire, cependant que *B. xylinum* peut s'il est bien aéré, aller au delà, et brûler complètement la cétose en gaz carbonique et eau.

KLUYVER s'appuie sur cette propriété d'*A. suboxydans* pour en préconiser l'usage dans la préparation de la dioxyacétone, aliment sucré des diabétiques, (KERMACK, LAMBIE, SLUTER, 1926), préparation qui nécessite une surveillance sévère lorsqu'elle est effectuée par *B. xylinum* et à laquelle *A. suboxydans* donnerait une grande sécurité.

*B. gluconium* a été découverte par SIEGWART HERMANN (1927-1928) dans le Kombucha où elle se trouve associée à *B. xylinoides* et à *B. xylinum*. Le Kombucha ou champignon du Japon se produit sur les vieux restes de thé. Nous en avons obtenu de cette manière. Comme nous l'avons déjà dit, on utilise en Tchécoslovaquie, en Bulgarie et en Russie un agglomérat de champignons pour préparer une boisson fermentée appelée en Russie le Theekvas, à partir du thé sucré. MARKOFF et ZLATAROFF (1926) ont étudié longuement « la mycologie et la biochimie du champignon japonais ». Outre quelques infections : Hyphomycètes, *Fungi imperfecti*, le champignon japonais utilisé couramment en Bulgarie contient, des Saccharomycètes en particulier *Saccharomyces Meyer*, des Acetobacter : *A. melangenium* Beijerinck et *B. xylinum*. Ces microorganismes vivent en métabiose (les auteurs après avoir analysé la flore du Kombucha

ont pu en faire la synthèse). La boisson préparée à l'aide de ces champignons est utilisée en thérapeutique, et MARKOFF et ZLATAROFF attribuent son pouvoir curatif à la vitamine C dont ils ont reconnu la présence.

Or suivant ces même auteurs, le saccharose présent dans la solution de thé sucré est dédoublé en glucose et fructose par le champignon japonais ; nous savons que *B. xylinum* transforme le glucose en acide gluconique puis en acide-5-céto-gluconique, isomère de l'acide hexuronique. Or de récents travaux indiquent l'analogie de ce dernier corps et d'un des constituants de la vitamine C, et le travail de MARKOFF et ZLATAROFF vient à l'appui de ces recherches.

S. HERMANN assure que bactériologiquement le Theekvas n'est pas identique au Kombucha, et en effet ses résultats diffèrent de ceux de MARKOFF et ZLATAROFF. HENNEBERG considère Theekvas comme un champignon japonais ou mandchourien et le croit composé de *B. xylinum* et de levure Pombe.

S. HERMANN emploie, comme milieu de culture, une infusion de thé à 5 gr, par litre additionnée de 75 gr. de sucre de canne. Ensemencé par le Kombucha il se produit rapidement une épaisse membrane cellulosique, la méthylxanthine ne change pas, la caféine diminue très peu, le thé sert seulement comme source d'azote, et le sucre qui disparaît est utilisé à la préparation d'acides que l'on retrouve dans le milieu de culture et à la confection de la membrane.

La quantité d'acide gluconique formée étant très supérieure à celle que produirait *Bacterium xylinum* seul, Siegwart HERMANN analyse le Kombucha et y trouve en plus de *Bacterium xylinum* et *xylinoides*, une troisième espèce qui transforme le glucose en acide gluconique à une vitesse très supérieure à *Bacterium xylinum*, d'où le nom qu'il lui donne de *B. gluconium*.

Hugo HAEHN et Margot ENGEL ont aussi travaillé avec le Kombucha, mais sans analyser la flore. (1929)

*Bacterium dioxyacetorum* a été isolée par VIRTANEN et Brita BÄRLUND du jus de betterave (1926). Ils lui ont donné ce nom en raison de sa propriété d'oxyder profondément la glycérine en dioxy-acétone avec un rendement très élevé. Cette bactérie diffère très distinctement de *Bacterium xylinum* : elle est mobile, ne forme pas de pellicules résistantes, et les minces pellicules formées ne donnent pas

la réaction de la cellulose. De plus il existe de légères différences entre les températures et les pH optima.

Quelques autres microorganismes se rapprochent beaucoup de *Bacterium xylinum*.

Le premier en date a été utilisé en 1857 par BERTHELOT, qui, par son intermédiaire, transforme la glycérine en sucre, opération qu'il réalise à l'aide de tissu testiculaire. Mais il ne peut déterminer la raison de cette réaction et c'est G. BERTRAND qui montre en 1901 que « les testicules du chien, du lapin, du cobaye, du coq, renferment dans certains cas, même à l'état normal, des microbes capables d'oxyder la glycérine au contact de l'air et de fournir alors de la dioxyacétone. BOUTROUX en 1886 réalise la préparation du sel de calcium de l'acide oxy-gluconique par l'action d'un microbe particulier perdu depuis, c'est peut-être *Acetobacter suboxydans*.

En 1901 R. SAZERAC, a découvert, dans le vinaigre de vin, une bactérie oxydante qui n'est pas acétiante et, qui de plus, si elle attaque bien le sorbitol et l'érythritol, est impuissante sur le mannitol.

A. FERNBACH a signalé l'analogie de certaines propriétés du *Tyrothrix tenuis* et de *Bacterium xylinum* : le *Tyrothrix* agissant sur le glycérol produit aussi de la dioxyacétone qu'une action prolongée du microorganisme attaque et transforme en méthylglyoxal, formaldéhyde et acide acétique ; il oxyde également le sorbitol en sorbose (1910).

## CHAPITRE II

### LES ALIMENTS CARBONÉS DE *B. XYLINUM*

---

- § 1. — Introduction.
- § 2. — Les alcools simples.
- § 3. — Les polyalcools.
- § 4. — Esters et éthers de polyalcools.
- § 5. — Oses et osides.
- § 6. — Aldéhydes et acides.

#### § 1. — Introduction.

En étudiant la place de *B. xylinum* dans la classification des bactéries acétiques, nous avons déjà vu que tous les aliments ne lui conviennent pas et qu'elle utilise ceux qui lui conviennent de façon absolument particulière. Déjà BROWN (1886) dit que *B. xylinum*, pousse sur l'alcool éthylique, le glucose, le mannitol, mais ne peut pousser sur l'amidon. La question du produit formé à partir de l'aliment est primordiale. G. BERTRAND et VOTOCEK, en particulier, ont employé *B. xylinum* comme un véritable réactif chimique.

Nous n'avons vu jusqu'à présent que les milieux naturels destinés à conserver aux souches leur activité et les bases des milieux synthétiques qui ne permettent qu'une faible croissance de la bactérie ; le milieu de TARR et HIBBERT étant même composé de telle sorte qu'il ne donne naissance à aucune culture. Il nous reste à passer en revue les différents aliments carbonés utilisés par *B. xylinum* et à voir quelles transformations elle leur fait subir.

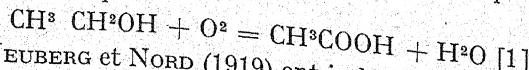
De très nombreux chercheurs se sont attachés à l'étude des transformations effectuées par *B. xylinum* dans le but d'étudier la membrane formée, dans celui de produire de nouveaux corps ou

dans un but uniquement spéculatif. Nous verrons les différents corps étudiés : les alcools de la série grasse, les polyalcohols, leurs esters et éthers, les oses et les osides, les aldéhydes et les acides ; ces derniers n'ont guère été étudiés en eux-mêmes mais uniquement parce que la bactérie s'est trouvée en leur présence après les avoir produits à partir d'autres composés.

## § 2. — Alcools simples.

*B. xylinum* est par définition même, une bactérie acétique : elle pousse très bien sur l'alcool éthylique (BROWN 1886). L'alcool propyle est également alimentaire pour la bactérie, cependant que l'on n'obtient aucune culture sur l'alcool méthylique, les alcools amylique et butylique (TARR et HIBBERT). Ce fait est d'ailleurs conforme à la loi générale d'action des alcools : ceux-ci à partir de l'alcool éthylique, sont d'autant plus antiseptiques que le nombre de leurs atomes de carbone est plus élevé.

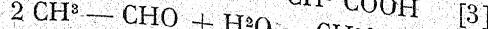
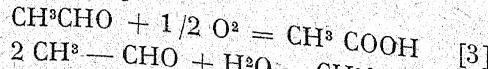
La marche de l'attaque des alcools par *B. xylinum* se propage selon toute probabilité suivant le même mode que celui des autres bactéries acétiques :



NEUBERG et NORD (1919) ont isolé l'acétaldéhyde comme terme intermédiaire. La première partie de la réaction est donc la suivante :

$$\text{CH}^3 - \text{CH}^2\text{OH} + 1/2 \text{O}^2 = \text{CH}^3\text{COH} + \text{H}^2\text{O} [2]$$

mais, la transformation d'aldéhyde acétique en acide acétique peut se faire de deux façons différentes, soit directement [3], soit par dismutation [4]



NEUBERG et WINDISCH (1925), NEUBERG et MOLINARI (1926) affirment que la dismutation est le seul processus suivi, l'opération disent-ils, procède par une suite d'oxydations et de dismutations jusqu'à ce que tout l'alcool soit transformé en acide.

D'après WIELAND et BERTHO (1928), BERTHO (1929-1932) BERTHO et BASU (1931), ce processus n'est qu'accessoire et le processus essentiel est l'oxydation directe [3].

*B. xylinum*, contrairement aux autres bactéries ne borne pas son action à transformer l'alcool éthylique en acide acétique, et dans les

expériences de longue durée, on n'obtient pas d'acide acétique ; cet acide est brûlé en gaz carbonique et eau (G. BERTRAND). Pour cette raison *B. xylinum* est redouté des vinaigreries.

### § 3. — Polyalcools.

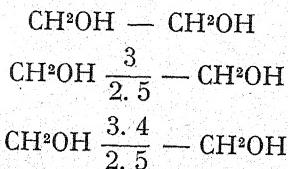
Dès le début de son travail sur l'oxydation du sorbitol par *B. xylinum* (1896), G. BERTRAND s'attache à l'étude des isomères du sorbitol et est frappé de voir que si le mannitol est bien alimentaire pour la bactérie, il en est tout autrement du dulcitol. Un bouillon additionné de ce polyalcool « résiste à l'infection, la bactérie d'abord languissante, finit par y mourir sans transformer ni le dulcitol qu'on retrouve tout entier, ni pour ainsi dire aucune des autres substances qui l'accompagnent. »

Voilà déjà un fait remarquable, une simple différence stéréochimique entre le dulcitol, le mannitol, et le sorbitol empêche le développement de *B. xylinum*, et, tout naturellement G. BERTRAND s'attaque à l'étude d'autres polyalcools : glycol, glycérol, L-érythritol, L-xylitol, L-arabitol, perséitol, volémitol. Cinq de ceux-ci sont attaqués ce qui porte à sept le nombre de polyalcools oxydables étudiés en 1904.

Nous les avons réunis dans le tableau suivant en regard de leur produit d'oxydation :

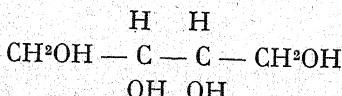
$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{2} \text{CH}^2\text{OH}$	$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{\text{CO}} \text{CH}^2\text{OH}$
glycérol	dioxyacétone
$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{2.3} \text{CH}^2\text{OH}$	$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{\text{CO}} \text{CH}^2\text{OH}$
L-érythritol	d-érythrulose
$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{2.3} \frac{3}{4} \text{CH}^2\text{OH}$	$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{\text{CO}} \frac{3}{4} \text{CH}^2\text{OH}$
L-arabitol	
$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{2.3.5} \text{CH}^2\text{OH}$	$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{\text{CO}} \frac{4}{3.5} \text{CH}^2\text{OH}$
d-sorbitol	d-sorbose
$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{2.3} \frac{4.5}{2.3} \text{CH}^2\text{OH}$	$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{\text{CO}} \frac{4.5}{3} \text{CH}^2\text{OH}$
d-mannitol	d-lévulose
$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{2.3} \frac{4.5}{2.3} \text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{\text{CH}^2\text{OH}} \text{CH}^2\text{OH}$	$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{\text{CO}} \frac{4.5}{3} \text{CHOH} \xrightarrow{\text{CH}^2\text{OH}} \text{CH}^2\text{OH}$
perséitol	perséulose
$\text{CH}^2\text{OH} \xrightarrow{1.2.3.4} \frac{5}{4} \text{CH}^2\text{OH}$	$\text{C}^7\text{H}^{14}\text{O}^7$
volémitol	volémulose

D'autre part G. BERTRAND : « constate que le glycol, le l-xylitol, comme d-dulcitol

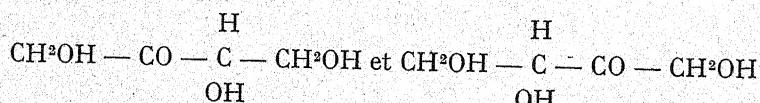


ne sont pas attaqués par la bactérie », et il énonce la règle suivante : « seuls sont attaqués les polyalcools renfermant un groupement secondaire dans leur molécule et de plus, l'oxhydrile OH doit être disposé de telle façon que d'un même côté de la chaîne, il ne soit pas au voisinage d'un atome d'hydrogène faisant partie d'un groupement semblable ».

Il spécifie même qu'une seule fonction peut être oxydée par la bactérie. Ainsi la formule de constitution de l'érythritol :

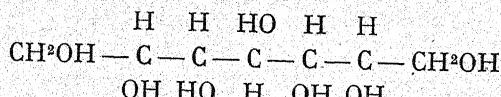


implique l'obtention de deux cétoses :

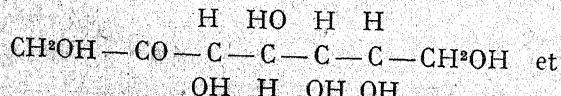


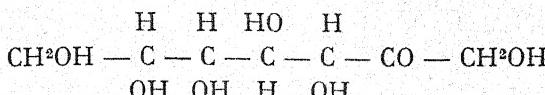
or une seule substance est obtenue, la première, le d-érythrulose.

L'oxydation de l' $\alpha$  glucoheptitol réalisée en 1928 par G. NITZBERG et G. BERTRAND se produit de la même façon. D'après la formule :



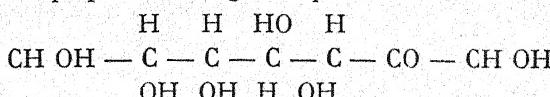
Les groupements secondaires 2 et 5 sont oxydables, cependant les auteurs n'ont obtenu qu'un seul cétose, dont ils n'ont pu déterminer la formule avec certitude, ils hésitent entre :



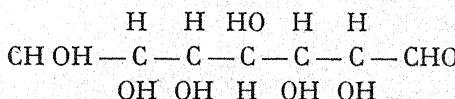


mais un travail très intéressant d'AUSTIN conclut à l'exactitude de la première et il appelle le sucre de G. NITZBERG et G. BERTRAND l- $\alpha$  glucoheptose :

AUSTIN prépare le d- $\alpha$  glucoheptulose :

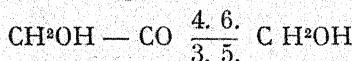


à partir du d- $\alpha$  glucoheptose :



en employant un procédé mis au point par WOLFROM et LEVIS (1928) de la méthode d'isomérisation des aldoses en cétoses de LOBRY et BRUYN (1895) et LOBRY et BRUYN et ALBERDA VAN EKENSTEIN (1895, 1897) sous l'influence des alcalis. Il vérifie les résultats par le procédé de MONTGOMERY et HUDSON (1930) et constate que l'énanthiomorphe de cet heptulose est identique au sucre de NITZBERG et G. BERTRAND. Comme il ne peut y avoir ambiguïté dans la formule du d- $\alpha$ -glucoheptulose, par suite de la méthode utilisée pour le préparer, le cétose de G. NITZBERG et G. BERTRAND est bien le l- $\alpha$  glucoheptulose.

Nous verrons, à la suite de ce travail, que nous avons pu réaliser l'oxydation du  $\beta$  glucoheptitol  $\text{CH}_2\text{OH} \xrightarrow[2. \ 3. \ 5.]{4. \ 6.} \text{CH}_2\text{OH}$  avec obtention d'un sucre cétonique, dont la formule est :

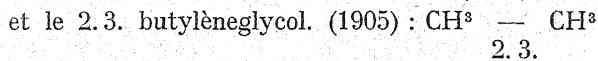
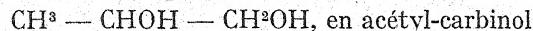


si l'on applique la règle de G. BERTRAND.

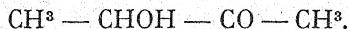
Nous avons vu que ni G. BERTRAND, ni HENNEBERG (1898) n'ont pu oxyder le glycol par *B. xylinum*. VISSER'T HOOF dit avoir réussi (1926) mais il ne détermine pas les produits d'oxydation. Nous nous sommes efforcée de répéter l'expérience de ce dernier : malgré de nombreux essais, nous n'avons pu obtenir de résultat positif pas plus qu'avec le méthyl ou l'éthylglycol. TARR et HIBBERT

ont également obtenu un résultat négatif avec ce dernier polyalcool (1930).

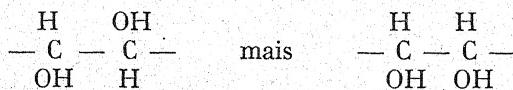
KLING oxyde le propylglycol :



oxydé également par VISSER'T HOOF (1926) en acétoïne :



VISSER'T HOOF estime que l'oxydation du 2.3. butylène-glycol que KLING et lui-même ont réalisée est en contradiction avec la règle de G. BERTRAND. Irène NEUBERG se range à cette opinion. Nous considérons cependant que la règle interdit seulement au voisinage de la fonction alcool secondaire oxydable une fonction alcool secondaire disposée à l'inverse de la première. Ainsi il ne faut pas avoir :



cependant il n'est pas nécessaire que la fonction alcool secondaire oxydée soit au voisinage d'une autre fonction alcool secondaire : le glycérol est bien oxydé en dioxyacétone par G. BERTRAND lui-même.

Tableau 1.  
ATTAQUES DES HEXITOLS  
D'après la règle de G. BERTRAND.

Sorbitol .....	<u>4</u> 2.3.5.	+
Mannitol .....	<u>4.5.</u> 2.3.	+
Dulcitol .....	<u>3.4.</u> 2.5.	0
Talitol .....	<u>3.4.5.</u> 2	(+)
Iditol .....	<u>2.4.</u> 3.5.	(0)
Altrol ? .....	<u>2.3.4.5.</u>	(+)

Les résultats envisagés jusqu'à présent sont donc conformes à la règle de G. BERTRAND : elle n'est cependant pas d'une application absolument générale, comme dit Irène NEUBERG (1932), « la règle de G. BERTRAND ne détermine pas que tel polyalcool *doit* être oxydé mais qu'il *peut* être oxydé. »

En effet, M. VOTOCEK et ses collaborateurs F. VALENTIN et F. RAC (1930) n'ont jamais réussi à cultiver *B. xylinum* ni sur le rhodéitol, ni sur le rhamnitol, ni sur les rhamnohexitol  $\alpha$  et  $\beta$  :

Rhodéitol	$\text{CH}_2\text{OH}$	$\frac{2.3}{4}$	$\text{CHOH} - \text{CH}_3$
Rhamnitol gauche : CH <sub>2</sub> OH	$\frac{4.5}{2.3}$	CH <sub>3</sub>	
Rhamnohexitol $\beta$		$\frac{2.3.4}{5.6}$	CH <sub>2</sub> OH

La rhamnite gauche « nonobstant sa configuration favorable », dit E. VOTOCEK, résiste à l'action oxydante de la bactérie du sorbose, bien que nous eussions opéré avec des cultures qui oxydaient énergiquement le mannitol » Les auteurs ont fait agir la bactérie simultanément sur trois solutions :

- A. 75 g. d'eau de levure à 0,5 % + 2,5 g. de mannitol.
- B. 75 g. — — — + 1,25 g. — et 1,25 g. de rhamnitol.
- C. 75 g. — — — + 2,5 g. de rhamnitol.

Après quinze jours au thermostat à 28°, A contient une belle zooglée d'une épaisseur de 1 centimètre, et a un pouvoir réducteur de 70 %, B a une zooglée de 7 mm, mais seul le mannitol est oxydé; quant à C, elle contient seulement une zooglée gélatineuse et n'est pas du tout oxydée.

E. VOTOCEK observe également la passivité de *Bacterium xylinum* vis à vis de l'arabitol que nous avons vu Gabriel BERTRAND ranger au nombre des polyalcools attaqués. De tous ces résultats il conclut : « Ce n'est pas la configuration stéréochimique qui décide de l'oxydabilité ou non d'un alcool plurivalent par la bactérie du sorbose, mais encore la série homologue à laquelle il appartient. »

D'ailleurs en 1904, les méthylpentitols, dont à cette époque le rhamnitol seul était connu, n'avaient pas été pris en considération.

Justement TARR et H. HIBBERT croient que la présence d'un

simple groupement méthyl empêche la formation de la zooglée : ils ont un résultat négatif avec l' $\alpha$  méthylglycérol, l' $\alpha$  méthylglucoside, le méthylpentose, le rhamnose. Le groupement Cl retardé également la croissance.

Tableau 2.

## GLYCOLS

CORPS ATTAQUÉ	CORPS NON ATTAQUÉ	CORPS OBTENU	AUTEURS POUR	CONTRE
Glycol	Glycol	?	VISSERT' HOOF (1926) HENNEBERG (1926) TARR et HIBBERT (1931)	G. BERTRAND (1896-1904)
	Méthyl-glycol Ethyl-glycol			M. COZIC (1933) M. COZIC (1933) TARR et HIBBERT (1930) M. COZIC (1933)
Propyl-glycol. Butylène glycol		Acétol Méthyl-acétyl carbinol	KLING (1899) KLING (1905) VISSERT' HOOF (1926)	

## § 4. — Esters et éthers de polyalcools.

Les esters et éthers de polyalcools étudiés jusqu'à présent sont des dérivés du glycérol.

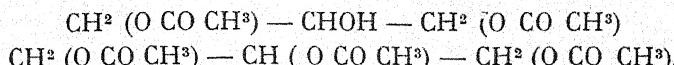
Irène NEUBERG (1932) a oxydé les éthers mono-méthylique et mono-éthylique du glycérol par *B. xylinum* et *Acetobacter suboxydans*.



Elle obtient la dioxyacétone-mono-méthyl-éther et la dioxyacétone-mono-éthyl-éther :



Nous avons essayé de faire pousser *B. xylinum* sur les acétines du glycérol à 4 % sur autolysat de levure à 5 °/oo. La monoacétine  $\text{CH}_2(\text{OCOCH}_3)\text{CHOH} \longrightarrow \text{CH}_2\text{OH}$  donne de très belles cultures et on obtient la cétone correspondante  $\text{CH}_3(\text{O CO CH}_3)\text{CO} \longrightarrow \text{CH}_2\text{OH}$ . Cependant la di et la triacétine ne permettent aucune croissance :



Nous pensons que la croissance sur le dérivé monoacétiné du glycérol examiné ci-dessus n'est pas plus opposée à la règle de G. BERTRAND que la croissance de *B. xylinum* sur le propylglycol et le 2.3. butyléneglycol.

Tableau 3.

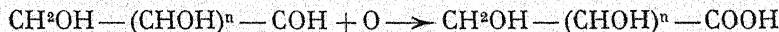
ATTAQUE DES DÉRIVÉS DU GLYCOL ET DU GLYCÉROL PAR  
*B. XYLINUM*

		Glycol	Glycérol
Ethers	Alcool .....	0	+
	— méthoxy .....	0	+
	— éthoxy .....	0	+
Esters	Monosacétine .....		+
	diacétine .....		0
	triacétine .....		0
	monoformine .....	0	
	monochlorhydrine .....	0	?

## § 5. — Oses, Osides.

D'après G. BERTRAND, tous les sucres réducteurs, aldéhydiques ou cétoniques, sont alimentaires pour la bactérie, mais ne donnent jamais de cultures abondantes, les zooglées ne deviennent pas opaques et blanches comme sur le glycérol.

1<sup>o</sup>. — Les aldoses sont tous transformés quantitativement en acides alcool.



Le glucose est transformé en acide gluconique, le galactose en acide galactonique, la xylose en acide xylonique, l'arabinose en acide arabinique, ces deux derniers avec un moins bon rendement que les premiers (G. BERTRAND).

La bactérie ne fait pas de différence, dit G. BERTRAND, entre « les sucres qui renferment le groupement que nous savons favorable au développement de la bactérie et ceux qui en sont dépourvus. »

2<sup>o</sup>. — Les cétooses sont détruites lentement sans qu'il soit possible de reconnaître de dérivé caractéristique. C'est avec le fructose que TARR et HIBBERT obtiennent les plus belles membranes. L'inconvénient de cette propriété est que les sucres cétoniques produits

par oxydation des polyalcools sont détruits par action prolongée de la bactérie.

« L'existence d'un certain groupement non saturé, aldéhyde ou cétone, dont l'oxydation dégage en général plus de chaleur que la transformation d'un alcool secondaire en cétone, suffit pour justifier une action générale ». (G. BERTRAND, 1904).

### 3<sup>o</sup>. — *Les osides.*

Quoique BROWN n'ait pu cultiver *B. xylinum* sur le saccharose, ce sucre est alimentaire pour la bactérie comme l'ont montré MARKOFF et ZLATAROFF (1926), TARR et H. HIBBERT (1930), Siegwart HERMANN et Paul NEUSCHUL (1931).

Le lactose et le maltose ne permettent pas la croissance de *B. xylinum*, et les expérimentateurs cités ci-dessus sont d'accord sur ce point, ainsi que HENNEBERG (1926). Au sujet du raffinose les avis sont partagés, HENNEBERG, TARR et H. HIBBERT sont pour l'action de *B. xylinum* sur le raffinose, alors que HERMANN et P. NEUSCHUL s'ils obtiennent bien une croissance, n'ont qu'une membrane gélatineuse.

Le saccharose est transformé en sucre interverti et la croissance de *Bacterium xylinum* rend le milieu acide, cependant que dans la solution additionnée de raffinose on obtient une faible réaction de Fehling (S. HERMANN et P. NEUSCHUL).

### § 7. — *Aldéhydes et acides.*

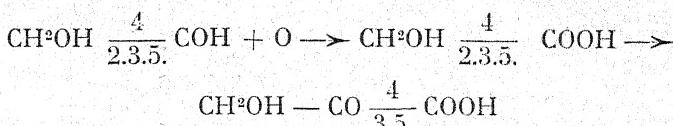
#### 1<sup>o</sup>. — *Aldéhydes.*

Aucune aldéhyde n'a été étudiée en elle-même, cependant des traces d'aldéhyde éthylique et d'aldéhyde propionique permettent la croissance de *B. xylinum* : en effet la bactérie pousse très bien sur l'alcool éthylique et sur l'alcool propylique ; la transformation d'alcool en acide passe par l'aldéhyde comme terme intermédiaire, TARR et HIBBERT (1930) emploient même des traces d'alcool éthylique pour favoriser la formation de la membrane.

#### 2<sup>o</sup> — *Acides.*

Les acides gras n'ont jamais été utilisés comme aliment de croissance de *B. xylinum*, cependant que les acides dérivés des sucres et obtenus par action de *B. xylinum* sur les aldoses ont été étudiés avec soin.

Pour ceux-ci l'action de la bactérie est différente suivant la formule stéréochimique : ceux qui comprennent le groupe oxydable suivant la règle de G. BERTRAND voient ce groupe alcool secondaire se transformer en cétone. Par exemple à partir de l'acide gluconique on obtient l'acide 5 cétopropanoïque identique à celui découvert par BOUTROUX (1888).



et isomère de l'acide glycuronique  $\text{COOH} \xrightarrow[2.3.5.]{4} \text{COH}$  qui est un corps très voisin d'un des constituants de la vitamine C.

BERNHAUER et SCHÖN (1929) ont préparé l'acide oxy-gluconique de cette manière. Hugo HAEHN et Margot ENGEL en cultivant *Bacterium xylinum* sur un milieu qui contient uniquement du glucose trouvent en plus de l'acide gluconique, un peu d'acide lactique et des traces d'acide formique (1929), ZOPF décèle même des traces d'acide oxalique.

Siegwart HERMANN (1928-1929) ne réussit à oxyder que les sels de l'acide gluconique, et non l'acide gluconique lui-même, et il utilise ce critérium pour distinguer *Bacterium xylinum* de *Bacterium gluconium* isolée du « Kombucha » qui elle justement « oxyde l'acide gluconique en acide 5 céto-gluconique. »

Ryuzo IWATSURU (1926) inspiré par le travail de NEUBERG et VINDISCH sur les carboxylases des bactéries d'acide acétique (1925) a fait des essais pour voir si *Bacterium xylinum* qui appartient au groupe des bactéries acétifiantes, contient une carboxylase qui soit susceptible de décomposer les acides cétoniques compliqués. Comme exemple, Ryuzo IWATSURU a pris l'acide cétopropanoïque :



et a pu prouver qu'il est décarboxylé très facilement et transformé en acide succinique.

Il n'y a aucun doute sur cette transformation : Ryuzo IWATSURU s'appuie de plus sur un travail de NEUBERG et RINGER (1915) qui montre que l'on peut conserver l'acide cétopropanoïque en solution stable et qu'il ne se transforme pas de lui-même en acide succinique.

Tableau 4.

CROISSANCE DE *E. XYLINUM* SUR DIVERS ALCOOLS ET SUCRES

NOMBRE DE FONCTIONS ALCOOLS	1	2	3	4	5	6	7
C <sub>1</sub>	Méthyl 0						
C <sub>2</sub>	Ethyl +	Glycol 0					
C <sub>3</sub> normal	Propyl +	Trimé- thylène glycol ?					
C <sub>3</sub> iso	Isopropyl (+)	Propyl- glycol +	Glycérol +				
C <sub>4</sub> normal	Butyl 0		Méthyl- glycérol 0	Erythri- tol +			
C <sub>4</sub> iso	Isobutyl ?	2.3. Bu- tylène +					
C <sub>5</sub>	Amyl 0			Pentoses +	Arabitol + Xylitol 0		
C <sub>6</sub>					Rhamni- tol 0	Mannitol +	
					Aldoses +	Sorbitol +	
					Cétoses +	Dulcitol 0	
C <sub>7</sub>							Perséitol + Volemitol + $\alpha$ et $\beta$ glucohep- titol +
							Rhamno- hexite 0

(à suivre)

# EFFETS DE L'AFFECTION DITE « MOTTLLE LEAF » SUR LA STRUCTURE CELLULAIRE DES CITRUS

par MM. H. S. REED et J. DUFRÉNOY

---

Le nom anglais « Mottle leaf » désigne une affection des *Citrus* dont le symptôme le plus évident est l'absence de chlorophylle dans certaines plages du parenchyme, entre les nervures des feuilles plus particulièrement exposées à l'insolation. — Les feuilles ombragées, et de façon générale, les feuilles du côté nord, sont vertes sur le même arbre dont les feuilles, exposées au soleil, sur les faces sud et ouest, montrent de larges plaques jaunâtres. — Les symptômes ont été figurés par FAWCETT sous le nom de foliocellosis et par PETRI sous le nom de Variegaturā.

Les symptômes sont surtout apparents sur les *Citrus* qui reçoivent leur source d'azote sous la forme soluble de nitrates ; les *Citrus* privés de nitrates ne montrent pas de « Mottle leaf ». L'aspect des taches décolorées, l'aggravation des symptômes sous l'influence de l'insolation et de l'absorption de nitrate, suffisent à différencier le « mottle leaf » d'une chlorose banale. La distinction ressort plus nettement encore de la comparaison du développement des feuilles aux dépens des bourgeons terminant les rameaux verts et des bourgeons terminant les rameaux affectés de Mottle leaf.

Dans l'un et l'autre cas, le bourgeon des *Citrus* est double : il comporte deux massifs méristématiques, dont l'un est destiné

Mémoire n° 288 de la Citrus Experiment Station, Riverside (Université de Californie),

à former la pousse feuillée, et éventuellement la fleur, tandis que l'autre ne formera que l'épine (fig. 1). Le bourgeon destiné à former la pousse feuillée passe l'hiver à l'état de massif méristématique conique, protégé par une série de primordia de feuilles imbriquées.

Les cellules méristématiques montrent, dans tous les cas, la structure habituelle des cellules embryonnaires, à gros noyau, cytoplasme dense, mitochondries très petites, vacuoles en forme de

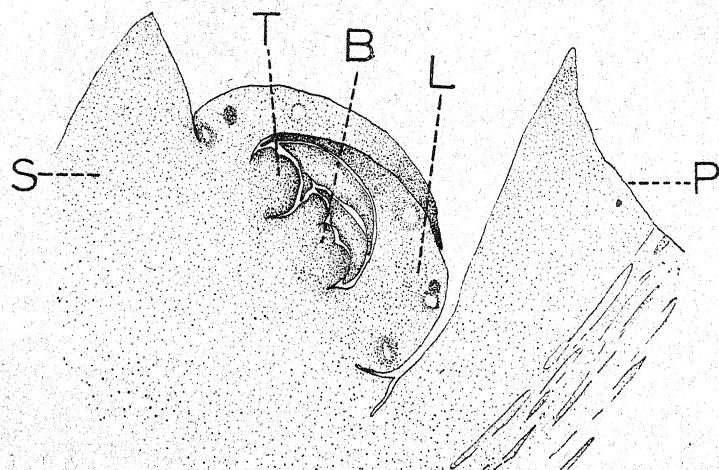


Fig. 1. — Coupe longitudinale de bourgeon latéral d'Oranger avant le développement vernal. Le massif méristématique destiné à former la pousse feuillée et florale (B) et celui destiné à former l'épine (T) sont protégés par les primordia de feuilles (L) imbriqués entre la tige (S) et la base du pétiole foliaire (P)

gouttelettes sphériques ou allongées ; parmi les composés vacuolaires, les composés phénoliques apparaissent très tôt ; les coupes des bourgeons terminant les rameaux portant des feuilles « vertes » les montrent abondants dans les cellules sous-épidermiques de la base des primordia de feuilles ; les coupes de bourgeons affectés de Mottleleaf montrent que les composés phénoliques sont très abondants dans la plupart des cellules des primordia de feuilles (fig. 2). Au moment où les bourgeons commencent à se développer, au début de février en Californie, le développement foliaire est beaucoup plus rapide sur les rameaux à feuilles vertes que sur ceux affectés de Mottleleaf.

Des coupes longitudinales de bourgeons verts au début de leur évolution vernelle, montrent, à la base des primordia de feuilles, un massif de cellules méristématiques : leur active division forme des cellules foliaires où le gonflement et la coalescence des vacuoles provoquent une rapide croissance en diamètre, tandis que le long

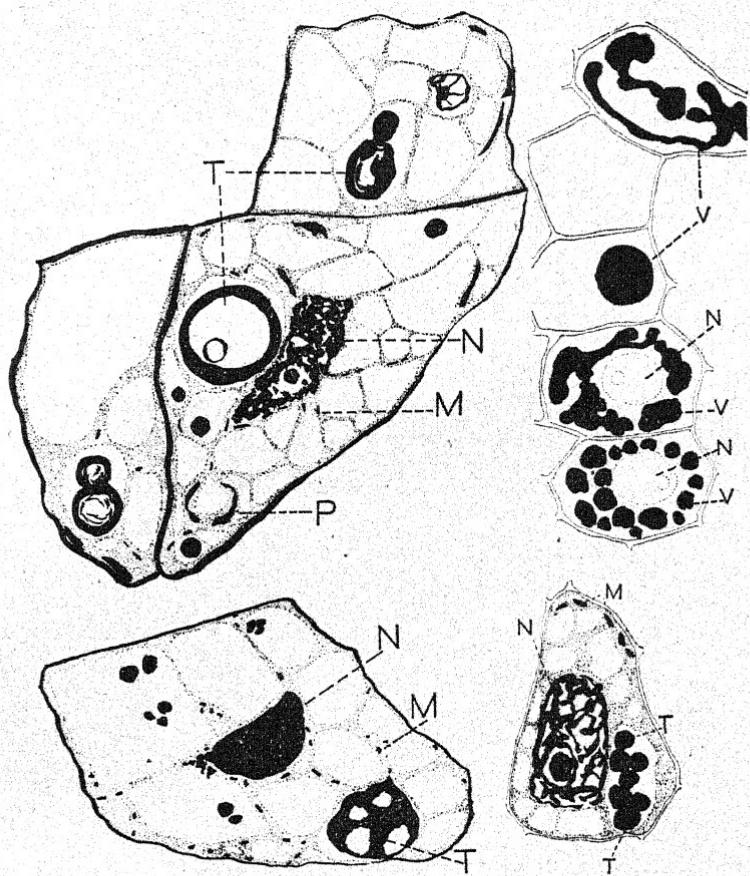


Fig. 2.— Cellules de bourgeon dormant terminant un rameau affecté de « Mottle leaf ». En haut, à droite, cellules colorées vivalement par le rouge neutre et montrant, en noir, l'appareil vacuolaire (V) autour du noyau non coloré (N). Au dessous et à gauche, cellules de tissus fixés par le liquide de Nemec et colorés par l'Hématoxyline ferrique ; les vacuoles, qui apparaissent en clair sur le fond grisé du cytoplasme, contiennent des précipités phénoliques souvent entourés d'une membrane de précipitation (T) les noyaux (N) les mitochondries (M) et les plastes (P) sont colorés en noir.

des trabécules cytoplasmiques étirés entre les vacuoles, une certaine proportion des mitochondries évolue progressivement en chloroplastes.

Des coupes longitudinales de bourgeons affectés de Mottle-leaf montrent encore, à la base des primordia de feuilles, un massif méristématique, mais, dans les cellules, les mitochondries, au

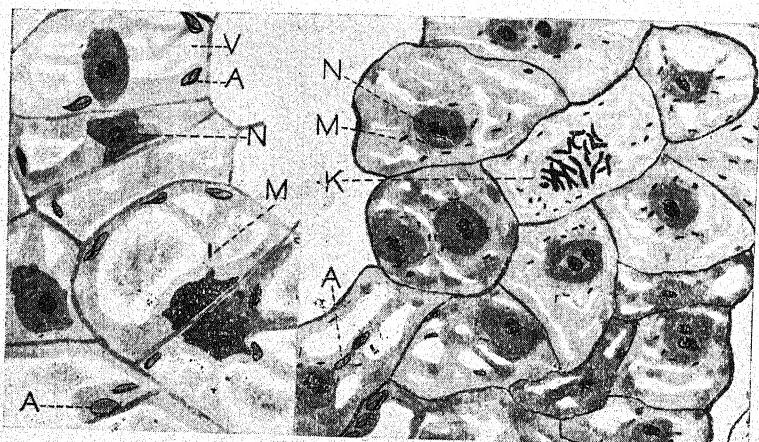


Fig. 3. (à gauche) — Cellules basilaires de jeune feuille se développant aux dépens d'un bourgeon terminant un rameau vert ; les vacuoles (V) se sont rapidement développées et la plupart des mitochondries (M) évoluent en plastes (A) (comparer avec fig. 4.)

Fig. 4. (à droite) — Cellules de la base de la plus jeune feuille se développant sur un bourgeon terminant un rameau affecté de Mottle leaf ; la prolongation de l'activité méristématique et l'inhibition de la différenciation se manifestent par les divisions cellulaires, formant de petites cellules à cytoplasme dense, creusé de nombreuses vacuoles étroites. Ces mitochondries conservent (M) l'aspect de bâtonnets, d'autres évoluent en amyloplastes (A). La figure karyokinétique (K) montre les 18 chromosomes caractéristiques des Orangers.

lieu d'être uniformément réparties dans le champ cytoplasmique, tendent à se grouper.

Les cellules foliaires qui procèdent de ce massif méristématique se répartissent immédiatement en deux groupes distincts :

1<sup>o</sup> Les cellules qui devraient former les cellules palissadiques conservent longtemps les dimensions et la structure de cellules embryonnaires : cytoplasme dense où les mitochondries demeurent

inactives, petites vacuoles renfermant une solution riche en composés phénoliques.

2<sup>o</sup> Les cellules destinées à former le parenchyme lacunaire montrent des mitochondries qui évoluent rapidement en amylo-

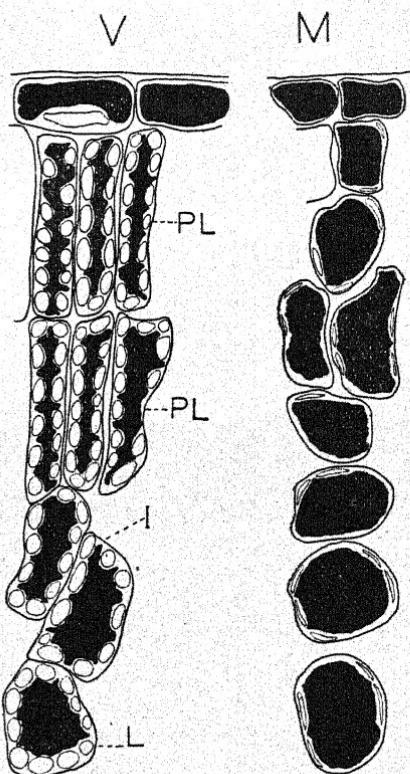


Fig. 5. — Coupes transversales des assises supérieures du parenchyme de feuilles d'Orangers. V, feuille verte montrant deux assises de cellules palissadiques PL et PL. 1 assise de cellules intermédiaires et les deux assises supérieures du parenchyme lacunaire, L ; M, feuille affectée de Mottle leaf : le parenchyme palissadique est représenté par quatre assises de cellules hypoplastiques larges et courtes avec rares plastes peu développés et grande vacuole centrale (figurée en noir).

plastes, en accumulant des grains d'amidon. Les vacuoles atteignent lentement leur dimension définitive (fig. 3 et 4.)

Au cours du développement foliaire, ces symptômes peuvent s'atténuer localement, mais, dans l'ensemble, les feuilles adultes

affectées de « Mottle leaf » sont caractérisées surtout par l'hypoplasie des cellules des assises palissadiques. Peu de ces cellules acquièrent

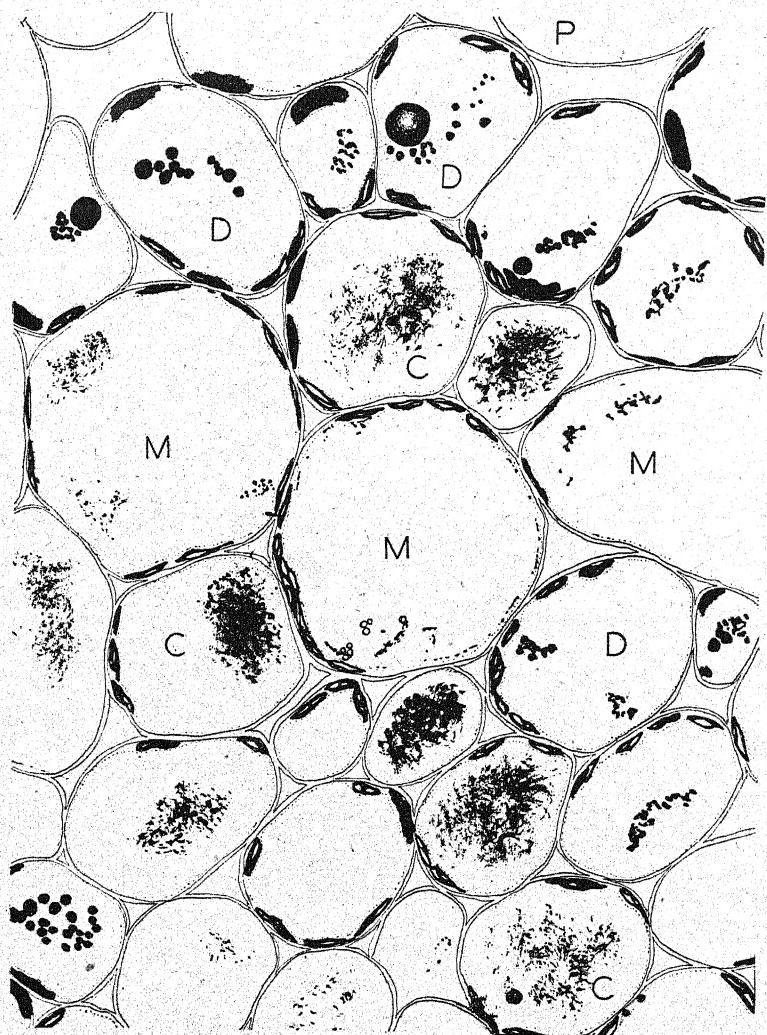


Fig. 6. — Coupe tangentielle à travers le tissu palissadique de feuille d'Oranger affectée de « Mottle leaf » : MM cellules hypertrophiées où la vacuole centrale refoule, dans une mince pellicule périphérique de cytoplasme, le noyau et les plastes ; CC cellules compagnes, riches en composés phénoliques, précipités sous forme de flocons dans la vacuole ; DD cellules palissadiques où les précipités phénoliques sphériques s'agglutinent souvent en chaînes.

la forme de cylindres allongés (fig. 5 et 6) tandis que beaucoup conservent la plupart de leurs mitochondries inactives dans la

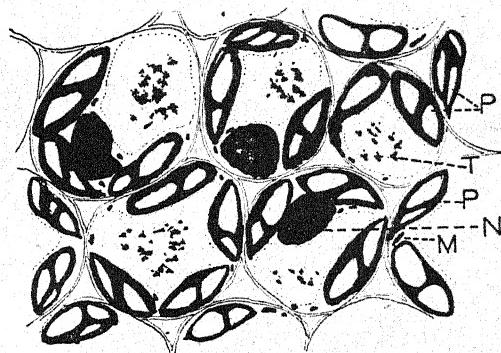


Fig. 7.— Coupe tangentielle à travers le tissu palissadique de feuille verte d'Oranger, montrant les cellules cylindriques uniformément étroites avec leurs chloroplastes (P) gorgés de grains d'amidon et les vacuoles étroites, relativement pauvres en composés phénoliques (T); (N) noyau, (M) mitochondries. (Fixation au liquide de Nemec, coloration à l'hématoxyline ferrique comme pour la fig. 6).

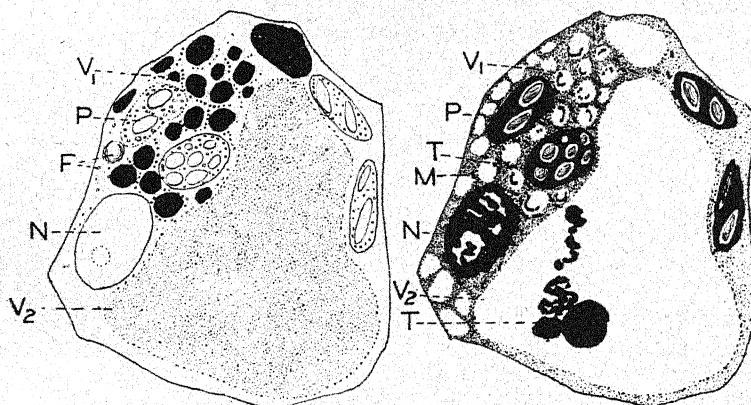


Fig. 8. — Deux dessins représentant une même cellule de mésophylle de feuille d'Oranger affectée de « Mottle leaf ». A gauche, une coloration vitale par le rouge neutre, met en évidence le système de petites vacuoles, très colorables ( $V_1$ ) entre les trabécules cytoplasmiques riches en plastes (p) et en globules graisseux (f); le reste de la cellule est occupé par une grande vacuole ( $V_2$ ). A droite, après fixation par le liquide de Nemec, l'hématoxylidine permet de colorer en noir les mitochondries (m) et le stroma des plastes (p) à l'intérieur desquels les grains d'amidon sont colorables par l'iode; (t) précipités phénoliques; (n) noyau.

photosynthèse sous forme de bâtonnets, et continuent de se diviser sans acquérir d'activité photosynthétique. Elles forment des masses hyperplasiques de cellules grossièrement isodiamétriques.

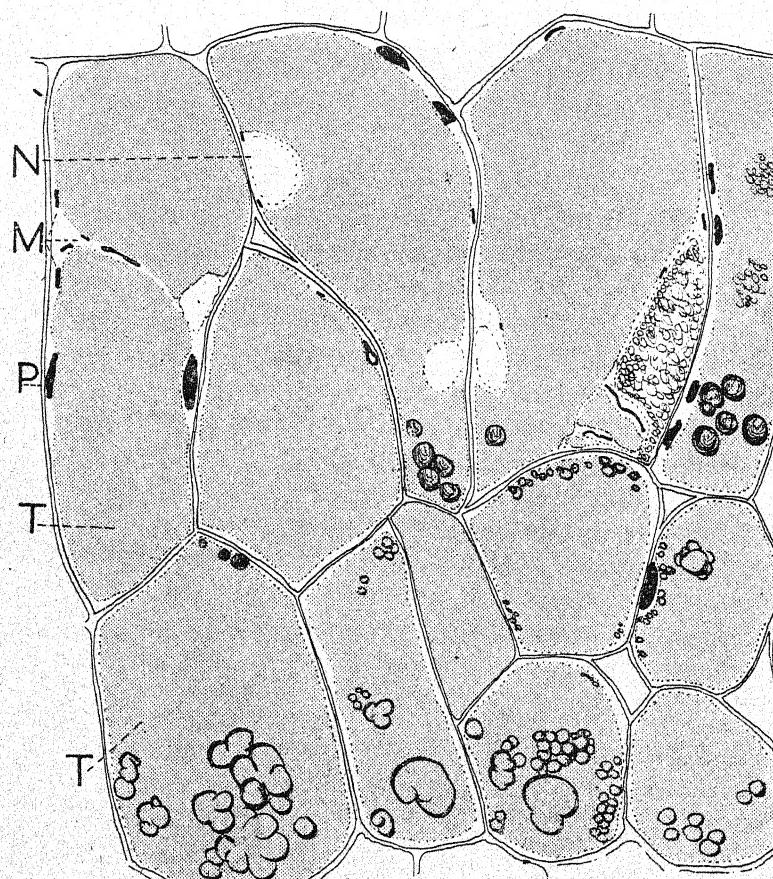


Fig. 9. — Coupe transversale de parenchyme palissadique de feuille d'Oranger chlorotique et malade sur rameau gravement atteint de Mottle leaf. N noyau ; M mitochondrie, P, plaste ; T, précipités phénoliques intravacuolaires (fixation au liquide de Nemec; coloration par l'hématoxyline).

ques (fig. 7) d'un diamètre souvent double de celui des cellules palissadiques normales ( $18 \mu$  au lieu de  $9 \mu$ ) ; leur volume est presque entièrement occupé par une immense vacuole qui refoule le noyau

et les quelques plastes, peu différenciés, vers l'un des pôles de la cellule (fig. 8 et 9). Déficientes en plastes, ces cellules ne paraissent avoir qu'une faible activité photosynthétique : la pression osmotique de leur solution vacuolaire, comprise entre 2 M et 2,5 M, est inférieure à celle des cellules vertes : 3 M dextrose.

Du point de vue physiologique, les symptômes de Mottle leaf affectant les feuilles vertes insolées, paraissent résulter essentiellement de l'incapacité fonctionnelle des cellules du parenchyme palissadique à utiliser la radiation lumineuse pour la synthèse des glucides et des protides complexes ; le suc vacuolaire accumule :

1<sup>o</sup> Les matériaux destinés à être mis en œuvre par la photosynthèse : sels de potassium, phosphates... qui y demeurent inutilisés ;

2<sup>o</sup> Divers produits du métabolisme cellulaire, que la cellule, même souffrant d'inanition, paraît incapable de réutiliser ; le phytostérol, par exemple, forme souvent une ou plusieurs sphères réfringentes dans les vacuoles des cellules épidermiques, et, quoique moins fréquemment, dans celles du parenchyme palissadique.

3<sup>o</sup> Des composés phénoliques que la pénétration de divers électrolytes : bichromate de potasse ou sels osmiés, colorants vitaux (tels que rouge neutre, bleu de crésy, acide alpha naphthylamine azosulphanilique) précipitent de leurs solutions vacuolaires. La forme et la taille de ces précipités dépendent à la fois de la concentration respective du suc vacuolaire en composés phénoliques et en protides solubles et de la concentration de l'électrolyte.

L'amidon présent dans les plastes des cellules du mésophylle des feuilles décolorées par le « Mottle leaf » ne paraît pas être de l'amidon qui, provenant de l'activité photosynthétique locale, s'accumule pendant le jour pour être mobilisé pendant la nuit au profit des points végétatifs ; c'est de l'amidon formé aux dépens des glucides provenant de l'activité photosynthétique des tissus verts éloignés et qui, accumulé dans les plastes, y demeure inutilisé. En fait, l'amidon persiste longtemps dans les feuilles affectées de mottle leaf maintenues dans l'obscurité : un séjour d'un mois sur des rameaux enfermés dans une enceinte obscure est nécessaire pour vider les feuilles de leur amidon (fig. 10). Cette amyloyse est accompagnée de protéolyse : certains plastes subissent un phénomène de désin-

tégration, mais la plupart s'effilent, et tendent à reprendre là forme filamenteuse de mitochondries.

Dans les vacuoles des cellules de feuilles affectées de Mottle leaf, la solution de Nemec, contenant 0,45 % de bichromate de potasse, précipite les composés phénoliques sous forme de sphères volumineuses entourées chacune d'une membrane de précipitation. Dans les feuilles vertes, la même solution précipite le contenu vacuolaire sous forme de fines granulations. Ces différences s'ex-

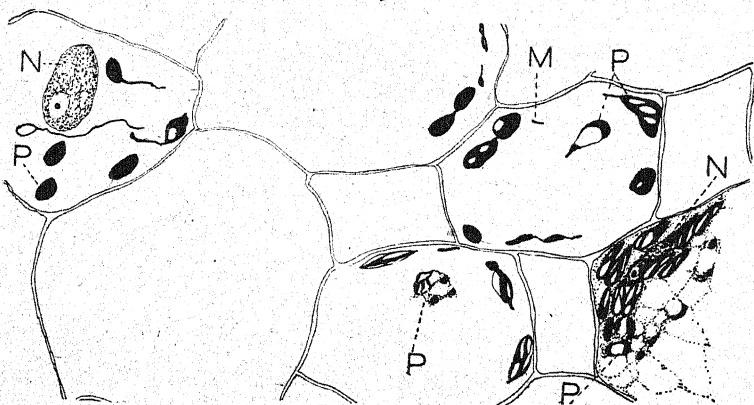


Fig. 10. — Section de parenchyme lacunaire de feuille d'Oranger affectée de Mottle leaf, ayant séjourné pendant un mois à l'obscurité. L'amidon a été presque entièrement digéré, et les plastes eux-mêmes tendent à revenir au stade mitochondrial.

pliquent par la plus grande richesse en tanin et en protides solubles du suc vacuolaire des feuilles affectées de Mottle leaf. Dans une même feuille affectée de Mottle leaf, d'ailleurs, une solution saturée de bichromate (5 %) précipite le contenu vacuolaire sous forme de fines granulations, tandis qu'une solution diluée, (0,5%) fait apparaître des sphères entourées de membranes de précipitation.

Souvent la majeure partie de la cellule d'une feuille affectée de mottle leaf est occupée par une grosse vacuole contenant une solution relativement diluée, tandis que, vers l'une des extrémités, plastes et mitochondries sont agglomérés dans un réseau cytoplasmique dont les mailles délimitent de petites vacuoles contenant une solution relativement concentrée.

Une telle polarisation cellulaire s'ébauche dans les bourgeons

portés par les rameaux affectés de Mottle leaf, tandis que dans les bourgeons des rameaux à feuilles vertes, les cellules montrent des mitochondries réparties à peu près régulièrement dans le champ cytoplasmique.

Dans les plages décolorées des feuilles affectées de Mottle leaf, une polarisation cytologique des cellules isodiamétriques, groupées en un tissu peu polarisé, tend à remplacer la polarisation anatomique des cellules cylindriques des assises palissadiques de feuille verte.

### CONCLUSIONS

L'étude des Citrus affectés de Mottle leaf confirme, dans ce cas particulier, les phénomènes généralement observés dans des plantes saines, parasitées ou carencées.

1<sup>o</sup> Les cellules méristématiques et, d'une façon générale celles qui se divisent, montrent, dans un cytoplasme dense, creusé de petites vacuoles filamenteuses, un chondriome sans activité sécrétrice.

2<sup>o</sup> Les cellules qui croissent rapidement augmentent de volume surtout par suite du gonflement et de la fusion de leurs vacuoles, tandis que leur chondriome ne manifeste guère d'activité élaborative.

3<sup>o</sup> L'inhibition ou le ralentissement de la croissance cellulaire sont concomitants d'un non gonflement des vacuoles et d'une accélération de la différenciation des mitochondries filamenteuses en amyloplastes qui accumulent de l'amidon aux dépens de glucides préformés.

4<sup>o</sup> Il y a antagonisme, dans la même cellule, entre la formation d'amidon dans les plastes et l'accumulation de composés phénoliques dans les vacuoles.

5<sup>o</sup> L'inhibition du développement des chloroplastes ou leur inaktivité photosynthétique provoque, dans les cellules qui devraient être vertes, un état d'hypotonie.

6<sup>o</sup> Les mitochondries conservent leur aspect habituel même dans les cellules les plus gravement affectées, les phénomènes pathologiques modifient moins la constitution du cytoplasme et des mitochondries que leurs rapports avec le vacuome. Dans les cellules affectées des feuilles atteintes de Mottle leaf, le volume du cyto-

plasme est très réduit. Les mitochondries et les rares ébauches de plastes tendent souvent à se grouper vers l'un des pôles de la cellule le long de trabécules cytoplasmiques anastomosés autour d'un système de petites vacuoles, tandis qu'une grosse vacuole, entourée d'une mince pellicule cytoplasmique, occupe le reste de la cellule qui apparaît ainsi polarisée.

---

## BIBLIOGRAPHIE

- COOK (M. T.). — 1930. The effect of some mosaic diseases on cell structures and on the chloroplasts. *Jour. Dept. Agr. Porto Rico* 14 : 69-101.
- DUFRÉNOY (J.). — 1927. Le Tabac blanc. *Ann. Epiphyties*. 13 : 43-47, fig. 1-13, pl. I-IV.  
— 1928. Condition d'Hypotonie des cellules affectées par la Mosaïque. *C. R. Soc. Biol.* 98 : 1499-1500, fig. 1-2.  
— 1928. Staining cell constituents in diseased plant tissues. *Stain Technology*. 3 : 57-59.  
— 1929. Double staining of mitochondria and bacteria in plant tissues. *Stain. Technology* 4 : 13-15.  
— 1929. A cytological study of water-soluble and fat-soluble constituents of Citrus. *Jour. Agr. Res.* 38 : 411-429.  
— 1930. Les maladies à virus du Tabac. *Phytopath. Zeitsch.* 2 : 321-339.
- FAWCETT (H. S.) et LEE (H. A.). — 1926. Citrus diseases and their control. New-York, p. 582.
- KELLEY (W. P.) et CUMMINS (A. B.). — 1920. Composition of normal and mottled citrus leaves. *Jour. Agr. Res.* 20 : 161-191.
- LARBAUD (Mlle). — 1921. Nouvelle technique pour les inclusions et les préparations microscopiques des tissus végétaux et animaux. *C.-R. Ac. des Sc.* 172 : 1317-1319.
- PETRI (L.). — 1931. Variegatura infettiva delle foglie di *Citrus vulgaris* Risso ; *Boll. Staz. Patol. Veg.* 11 : 105-114.
-

LA VIE D'ANIMAUX  
ASSURÉE PENDANT PLUSIEURS ANNÉES  
DANS DES  
VASES DE VERRE HERMÉTIQUEMENT CLOS  
EN PRÉSENCE DE PLANTES VERTES

par **M. J. BEAUVÉRIE.**

Nous avons, dans plusieurs notes antérieures (1), montré que les plantes vertes peuvent vivre en parfait état et même se maintenir activement en vie végétative. Toutefois nous n'avons pas observé la production de graines ou de spores (Fougères) pendant plusieurs années ; et nous avons rappelé le mécanisme de ce phénomène tel qu'il résulte des travaux des physiologistes et en indiquant les facteurs limitants qui font que néanmoins le phénomène a une fin.

Mais la survie des animaux en vase absolument clos paraît *a priori* une chose plus surprenante. L'homme attache instinctivement une très grande importance au renouvellement du volume d'air qui est nécessaire à sa respiration. L'entomologiste qui capture des insectes vivants a pour premier soin de pratiquer des perforations à la boîte où il les a placés. Il semble bien cependant — compte tenu des aptitudes spécifiques des animaux tenant à leur organisation — qu'en présence de plantes vertes, les animaux puissent vivre fort longtemps en atmosphère confinée.

Lorsque nous avons institué nos expériences, nous n'avions pas prémedité l'étude de la survie d'animaux, mais seulement celle des plantes vertes ; les premiers ayant été apportés avec la terre, les

(1) BEAUVÉRIE et TREYVE *C. R. Acad. des Sc.*, 3 novembre 1930, T. 191, p. 794.

BEAUVÉRIE et TREYVE. *Revue scient.*, 10 janvier 1931.

BEAUVÉRIE et Mlle S. MONCHAL. *C. R. Acad. des Sc.*, 14 novembre 1932.  
T. 195, p. 897.

plantes ou l'eau, le phénomène zoologique s'est imposé à notre attention et nous pensons qu'il mérite d'être signalé.

Dans le cas où des plantes vertes ne sont pas associées aux petits animaux enfermés en récipient complètement clos, il peut se produire des survies remarquables ; il faut tenir compte alors d'une aptitude spécifique, tenant certainement à des caractères particuliers de l'organisation, qui permet à ces animaux de se contenter d'une faible quantité d'oxygène pour assurer leur respiration. Nous citerons, comme répondant à ce cas, les expériences intéressantes de Charles JANET en 1904 (1) ; ce savant avait bien voulu nous les rappeler lorsque parurent nos notes sur le cas des plantes vertes :

JANET avait enfermé, le 27 février, des *Myrmica rubra* ouvrières récoltées en terre à une assez grande profondeur et encore engourdis ; il les plaçait à raison de 5 par tubes, dans 30 petits tubes en verre bien bouchés avec un bouchon en liège et contenant chacun 5 cc. d'air et un très petit fragment d'éponge imbibée d'eau miellée. Les fourmis ainsi enfermées ne tardèrent pas à devenir actives grâce à l'élévation de la température. Il y avait encore des individus vivants :

Dans 29 tubes au bout de 20 jours,

—	19	—	—	35	—
—	8	—	—	47	—
—	3	—	—	52	—

La dernière survivante est morte au bout de 60 jours.

Dans une autre expérience, JANET utilise un ballon de 400 cc. scellé à la lampe, dans lequel il place 10 *Myrmica rubra* ouvrières, bien vives. Le ballon contient du papier de soie chiffonné pour faciliter la circulation de ces animaux et, de plus, un très petit fragment d'éponge humide et un minuscule cornet de papier garni de miel que les fourmis mangent avidement. Les *Myrmica* moururent successivement à partir du milieu d'avril. Le 21 avril (26 jours) il ne restait plus qu'une seule survivante qui mourut le 27 (32 jours).

Il y a une grande différence entre ces observations et les nôtres ; elles n'enregistrent qu'une survie relativement courte — moins d'un mois — tandis qu'en présence de plantes vertes, celle-ci peut atteindre des années.

Néanmoins, la deuxième expérience de JANET surtout, prouve

(1) Charles JANET. *Observations sur les fourmis*. 1904, p. 49.

une aptitude spéciale des fourmis à restreindre leurs besoins en oxygène. Nous ne doutons pas qu'enfermés suivant notre méthode, ces animaux nous permettent de constater une survie, et peut-être des générations, pendant une période incomparablement plus longue.

La première série d'expériences de JANET est moins intéressante que la seconde, car le bouchage au liège peut toujours laisser supposer la pénétration d'une quantité d'air plus ou moins faible.

Comme nous allons le voir, la méthode de la plante verte associée permet d'envisager la survie avec une ampleur toute différente et de passer de quelques jours à plusieurs années.

Nous allons relater successivement le cas de l'eau douce et celui de l'eau de mer, ce dernier observé surtout par notre élève, Mlle MONCHAL. Nous n'insisterons pas sur le cas d'animaux relativement gros : des alevins de poissons, des têtards, etc... qui ont pu vivre plusieurs jours (10 pour les alevins), leur taille ne s'accroît pas, les têtards paraissent anormaux. Voici, par contre, des observations qui montrent une survie extraordinaire par sa durée :

Dans une expérience faite avec M. TREYVE, nous avions enfermé, dans un vase cylindrique en verre de 14 cm. de diamètre sur 8 de hauteur, de l'eau et de la terre d'un bassin, avec des plantes aquatiques (*Montia*) ; il y avait également des Mollusques (Planorbes). Le récipient était bouché au liège et recouvert d'une épaisse couche de paraffine assurant une fermeture hermétique. L'eau resta parfaitement limpide. Tandis que les *Montia* disparaissaient, se développait activement un Potamogeton dont les germes avaient été apportés avec la terre. Les Planorbes se montrèrent assez nombreux, mais dans la période où la plante verte primitive, peu abondante, disparaissait et où les Potamogeton étaient encore insuffisamment développés, plusieurs moururent, leurs coquilles venant joncher le sol. Puis, au fur et à mesure de leur développement, les Planorbes survivantes venaient ronger le parenchyme des feuilles et des pétioles, manifestant une grande activité ; le Potamot se développait assez vite pour s'étendre malgré son commensal. Des feuilles et pétioles se trouvent réduits aux nervures. On voit apparaître de nombreux petits corps sphériques brunâtres fixés contre les parois du verre ; c'est une nouvelle génération du Mollusque ; ces individus très nombreux, ne dépasseront guère la taille d'un millimètre. Le calcaire de la coquille a été fourni par le sol et par les coquilles des

adultes morts, attaqués par CO<sub>2</sub>. Le chauffage du laboratoire ayant été suspendu en novembre 1931, la végétation du Potamot est arrêtée; l'aliment se raréfie, par suite, pour les Planorbes dont quelques-unes meurent. A la reprise du chauffage, on reconnaît aux mouvements des animaux qu'ils développent une nouvelle activité. En somme, l'activité de la vie animale est parallèle à celle des végétaux dans le vase fermé. Mais, finalement, la consommation de la plante verte par l'animal devient plus forte que la production de nouvelles parties vertes; l'animal pérît faute d'aliments après 2 ans et 9 mois. C'est lui qui, dans ce cas, est le facteur limitant de la vie en vase clos.

Après la disparition de la vie, le facies de la culture change : l'eau qui était restée constamment d'une limpidité parfaite, se trouble, des algues et surtout des Algues bleues restent maîtresses de la place. Dans ces cultures en vase clos, il se produit des « successions » de flores dont l'étude serait fort intéressante.

Une autre expérience concerne de petits animaux de diverses espèces enfermés avec des *Sphagnum*, depuis 3 ans et 5 mois ; expérience qui dure encore.

Le 1<sup>er</sup> décembre 1930, M. TREYVE et nous, enfermions dans un gros vase de verre cylindrique (13 cm. de diamètre sur 23 de hauteur) une grosse touffe de *Sphagnum* qui en occupait à peine la mi-hauteur; le vase était clos avec un bouchon de liège et une couche épaisse de paraffine. Assez rapidement les mousses s'accrurent de façon à remplir exactement tout le récipient, montrant une vigueur de végétation extraordinaire. Nous reconnaissions bientôt la présence de petits animaux se déplaçant, vivants par conséquent, appartenant à la faune des *Sphagnum* : Arachnides, Crustacés, Entomostracés, Cyclops, dont des individus étaient encore vivants au terme indiqué ci-dessus.

Nous avons encore observé le phénomène de survie pour les Algues marines vertes et même rouges ou brunes, mais, dans ce cas, il faut les protéger par un écran bleu que l'on obtient en badigeonnant la paroi du récipient avec du collodion mélangé de bleu de méthylène. Ces plantes peuvent vivre ainsi plusieurs semaines et même plusieurs mois, mais on ne réalise pas les longues durées du cas de l'eau douce. Il est vrai que ces récipients ne contenaient pas l'homologue de la terre que nous apportions dans le cas des espèces en eau douce. L'eau de mer ainsi enfermée se maintient presque toujours

(il y a des exceptions) parfaitement limpide. Avec des matériels provenant du Laboratoire de Tamaris-sur-mer, nous avons observé la survie de Mollusques en présence d'Algues vertes, à condition qu'ils ne soient pas de grosse taille. Mais c'est surtout notre élève, Mlle S. MONCHAL, qui a pu faire des observations intéressantes avec des Algues et Animaux mis en récipients clos au Laboratoire de Roscoff :

Des petits Crustacés et des Mollusques étaient encore en vie après 8 mois de vie confinée. Les Gastéropodes ont paru les plus résistants (Murex, Patelles, etc...) tandis qu'une Pagure n'a vécu que 15 jours.

Le pH de l'eau de mer reste voisin de 8, que le récipient renferme seulement *Ulva lactuca*, ou cette algue et un Gastéropode (Murex).

Quel peut être le mécanisme des phénomènes que nous venons de décrire ?

Il doit s'établir un cycle fermé : l'animal produit du CO<sub>2</sub> par la respiration, la plante l'utilise par la fonction chlorophyllienne qui lui fait rejeter de l'oxygène que l'animal retrouvera pour sa respiration.

L'Algue, par exemple, fournit à l'animal un aliment, et les résidus de son métabolisme laissent un engrais azoté et phosphoré et empêchent que le milieu ne s'appauvrisse trop.

Peut-être les bulles d'oxygène qui parcourent le liquide au moment de l'assimilation chlorophyllienne entravent-elles le développement des anaérobies de la putréfaction.

On conçoit que ces échanges puissent se poursuivre fort longtemps, pour de petits animaux tout au moins. Pour des animaux plus volumineux, le besoin d'oxygène est trop grand pour ne pas entraîner une rupture d'équilibre, la mort de l'animal et une putréfaction subséquente. Quoiqu'il en soit, la survie peut atteindre des années dans le cas des plantes et animaux d'eaux douces.

Il y a lieu d'attirer l'attention sur le bénéfice d'ordre pratique que peuvent tirer de ces observations les naturalistes qui gardent ainsi, sous la main, en toute saison et où qu'ils soient, des matériaux d'étude de vivants ; elles soulèvent toutes sortes de questions d'ordre biologique en indiquant une technique de laboratoire commode pour en aborder l'examen.

# RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR LES PIGMENTS ANTHOCYANIQUES ET LES COMPOSÉS OXYFLAVONIQUES

par M. A. GUILLIERMOND.

(Suite)

---

Nos recherches complètent ces données en mettant en évidence l'extrême fréquence de cette spécialisation des vacuoles dans les cellules qui renferment les pigments anthocyaniques et en signalant des cas où les deux catégories de vacuoles forment l'une et l'autre un pigment de couleur différente, ce qui n'avait jamais été observé jusqu'ici.

Nos recherches font, en effet, connaître un assez grand nombre de plantes dans lesquelles on trouve, dans chaque cellule, deux catégories de vacuoles : les unes renfermant le pigment anthocyane, les autres dépourvues de pigment.

Dans beaucoup de cas, on observe, dans une même cellule, une grosse vacuole contenant le pigment et plusieurs autres plus petites, de forme toujours ronde (1), dépourvues de pigment et qui paraissent ne contenir que très peu ou pas de colloïdes : parfois, on voit s'agiter de mouvements browniens, dans ces dernières, un ou plusieurs petits grains réfringents qui ont souvent l'aspect de minuscules cristaux. La grosse vacuole à anthocyane peut être riche en tanin (épiderme des folioles, de la tige et de la fleur de

(1) La forme sphérique de ces vacuoles semble en relation avec leur état liquide et le fait que généralement elles ne se colorent pas vitalement pourrait être invoqué en faveur de la théorie qui admet que les propriétés des vacuoles d'accumuler les colorants vitaux est due presque toujours à la présence, dans leur intérieur, de substances colloïdales.

Rosier, des sépales de *Trifolium pratense*, des pétales de *Rubus fruticosus*, de *Cameillia japonica*, épiderme des pétales de *Lathyrus odoratus*, etc.), ou être dépourvue de cette substance (épiderme des pétales de *Tropaeolum majus*, des bractées et feuilles de *Canna*, etc.)

Dans d'autres cas, l'anthocyane est répartie dans un plus ou moins grand nombre de vacuoles petites ou de taille moyenne, présentant parfois des formes filamenteuses, tandis que, à côté de ces vacuoles, s'en trouvent de plus grosses, toujours rondes et incolores (cellules des poils du réceptacle de figue). Les vacuoles qui renferment de l'anthocyane, malgré leur pigment, peuvent être colorées vitalement et donnent lieu, sous l'action des colorants, à de nombreux précipités ; les petites vacuoles, au contraire, fixent parfois, mais très difficilement les colorants vitaux et seulement après un temps prolongé ; le plus souvent même, elles ne se colorent pas (Rosier, Glycine, Lathyrus, etc.).

Mais, nos recherches mettent en évidence, pour la première fois, l'existence, dans certaines plantes, de cellules possédant deux catégories distinctes de vacuoles, renfermant l'une et l'autre un pigment anthocyanique, mais de couleur différente et se trouvant souvent dans un état physique différent. C'est ainsi que dans les cellules épidermiques des pétales de Glycine, nous avons montré l'existence de deux sortes de vacuoles : 1<sup>o</sup> une grosse vacuole centrale contenant une solution diluée d'un pigment violet tirant sur le rouge, avec à son intérieur un ou plusieurs corpuscules plus colorés que le suc vacuolaire, comparables aux cyanoplastes et aux anthocyanophores et qui paraissent correspondre à des précipités de tanin ayant adsorbé l'anthocyane; 2<sup>o</sup> plusieurs vacuoles périphériques, plus petites, renfermant une solution très condensée d'un pigment violet tirant sur le bleu, qui, généralement, finit par cristalliser partiellement ou totalement, sous forme de longs cristaux aciculaires, de couleur bleu foncé. De même, dans certaines cellules de l'épiderme des pétales d'*Hibiscus syriacus*, nous avons constaté l'existence d'une grosse vacuole centrale à pigment rouge sombre, renfermant des corpuscules taniques plus fortement colorés et de petites vacuoles périphériques contenant un pigment mauve, ne montrant aucun précipité et paraissant dépourvues de tanin.

Mais bien plus curieux encore est le cas du fruit de *Rubus*

*fruticosus*. Dans ce fruit, toutes les cellules de l'épicarpe et du mésocarpe renferment deux catégories de vacuoles de réfringence un peu différente : une grosse vacuole centrale, et de nombreuses et petites vacuoles périphériques. Ces deux sortes de vacuoles n'ont pas le même contenu et évoluent d'une manière toute différente.

Dans le fruit encore très jeune, elles sont les unes et les autres incolores : la grosse vacuole est riche en composés oxyflavoniques et renferme une substance colloïdale qui semblerait se rapporter à un mucilage ; dans les cellules de l'épicarpe et dans celles des assises les plus externes du mésocarpe, elle contient, en outre, une plus ou moins grande quantité de tanin. Les petites vacuoles sont encore dépourvues de composés phénoliques et de mucilages et ne paraissent pas contenir, à ce stade, de produits colloïdaux.

Dans les cellules de l'épicarpe, la grosse vacuole forme un pigment rouge cerise ; les petites vacuoles, au contraire, demeurent longtemps incolores : et ce n'est qu'à la maturation du fruit qu'on voit se déposer, dans leur intérieur, des cristaux aciculaires ou un sphérocristal de pigment bleu violacé foncé et, souvent aussi, un ou plusieurs gros corps sphériques de même couleur, mais un peu moins intense, et de même nature que ceux dont il va être question à propos des cellules du mésocarpe.

Dans le mésocarpe, la grosse vacuole forme, dans les cellules des assises périphériques, un pigment rouge cerise et les petites vacuoles donnent partout un pigment rouge brique ; dans leur intérieur, on voit d'abord s'agiter de mouvements browniens de petits précipités colloïdaux d'un rouge plus accentué. Dans la suite, ces vacuoles montrent chacune un ou plusieurs gros corps sphériques, de couleur bleu violacé foncé, souvent entourés d'une zone périphérique plus claire et qui paraissent dus à la précipitation d'une substance colloïdale qui adsorbe le pigment. Le suc vacuolaire vire lui-même au violet, puis se décolore, tandis que, dans la plupart des vacuoles, se déposent des cristaux aciculaires de pigment de teinte plus sombre. Les corps colloïdaux, qui se déposent dans ces vacuoles et qui sont comparables aux cyano-plastes de POLITIS et aux anthocyanophores de LIPPMAA, peuvent être colorés par le rouge de ruthénium, le rouge neutre en solution alcoolique, le bleu coton et l'hématoxyline de DELAFIELD.

Il serait donc possible qu'ils correspondent à des boules de mucilage, avec les réserves que nous avons déjà faites.

Ces vacuoles spécialisées diffèrent donc par la nature de leur contenu et par leur pH. Elles apparaissent, surtout dans les pétales de Glycine et d'*Hibiscus*, ainsi que dans le fruit de *Rubus*, comme de petits centres où s'accumulent et se transforment divers produits du métabolisme. Dans beaucoup de cas, comme dans le Rosier, les fleurs de Glycine, etc., les petites vacuoles semblent dépourvues de substances colloïdales et c'est, sans doute, ce qui explique qu'elles ne prennent pas les colorants vitaux. Au point de vue de la cytologie générale, il y a lieu de penser que la présence de ces deux catégories de vacuoles, que l'on doit retrouver dans les cellules animales, pourraient expliquer certaines controverses soulevées en cytologie animale relativement à la signification de l'appareil de GOLGI.

Ces deux catégories de vacuoles apparaissent dès les stades les plus jeunes du développement, mais il nous a été jusqu'ici impossible de préciser leur origine. Dans les fleurs de Glycine, il nous a semblé, d'après certains aspects présentés par les cellules encore à l'état embryonnaire, qu'elles résultent d'une simple différenciation de certains éléments d'un système vacuolaire formé par de petites vacuoles mitochondriiformes. Souvent, notamment dans les dents des folioles de Rosier, on a l'impression qu'elles naîtraient par une sorte d'exsudation du suc vacuolaire, dans les cellules à anthocyane, au moment où les vacuoles filamenteuses ont en voie de gonflement. Nous avons vu se produire de petites vacuoles incolores par un processus semblable dans des cellules qui ne possédaient qu'une grosse vacuole à anthocyane, en traitant celle-ci par certains réactifs. Il est possible que les vacuoles dont il vient d'être question se forment normalement de la même manière par un processus physico-chimique qu'il resterait à préciser. Pour l'instant, cette question reste obscure.

Quoiqu'il en soit, ces vacuoles spécialisées, une fois formées, restent individualisées et ne se confondent jamais pendant toute la durée de vie des cellules.

**B) Caractères microchimiques des composés oxyflavoniques.**

Ces composés (oxyflavones et oxyflavonols) sont, comme on le sait, très répandus dans les Végétaux. On les rencontre notamment dans beaucoup de feuilles et surtout dans les fleurs et les fruits, au début de leur développement, où ils précèdent l'apparition des pigments anthocyaniques. Ils se retrouvent enfin dans toutes les fleurs blanches, qui, en réalité, renferment des composés oxyflavoniques en solution trop diluée pour que leur couleur soit visible même au microscope. Ils se retrouvent dans toutes les fleurs jaunes : celles-ci doivent leur couleur à la coexistence d'un pigment carotinoïde localisé dans des chromoplastes et d'un composé oxyflavonique dissous dans la vacuole ; ce dernier d'un jaune très pâle est parfois nettement visible au microscope. Nous avons vu qu'il paraît démontré aujourd'hui, à la suite des recherches de KLEIN, que tous les pigments jaunes dissous dans le suc vacuolaire des fleurs, auxquels on donnait autrefois le nom d'anthochlor, se rattachent à des composés oxyflavoniques.

Nous avons étudié ces composés dans un certain nombre de fleurs à pigment jaune (poils de sépales d'*Iris germanica* et d'*Iris pallida*, bractées et ligules de *Dahlia*, ligules de *Chrysanthemum frutescens* et d'autres variétés jaunes de Chrysanthèmes, ligules de *Calendula officinalis*, pétales de variétés jaunes de *Rosa*, *Verbascum Thapsus*, *Cheiranthus Cheiri*, *Dianthus Caryophyllus*, pièces du périanthe de *Tulipa* (var. jaune), *Narcissus Jonquilla*, étamines d'*Acacia dealbata*, ainsi que dans les pétales des variétés à fleurs blanches de *Dianthus Caryophyllus*, *Rosa*, *Anemone*, *Prunus japonica* et les pièces du périanthe de *Hyacinthus orientalis*, *Tulipa*, *Narcissus Tazetta*. Cette étude nous a amené à confirmer que les pigments désignés sous le nom d'anthochlor semblent bien correspondre à des composés oxyflavoniques, car, dans presque tous les cas où nous avons trouvé un pigment jaune dans les vacuoles, nous avons pu obtenir la formation de cristaux de chlorhydrate flavonique par le procédé de KLEIN. Elle nous a, en outre, permis de préciser les caractères microchimiques des composés oxyflavoniques restés jusqu'ici à peu près inconnus et de les distinguer des tanins avec lesquels ils ont été le plus

souvent confondus par les cytologistes. Nous n'avons jusqu'ici que brièvement passé en revue les caractères microchimiques de ces composés, à propos des espèces où nous les avons rencontrés. Il est donc nécessaire que nous les reprenions ici dans le détail et que nous exposions les recherches que nous avons effectuées, en collaboration avec M. GAUTHERET, sur la caractérisation de ces composés dans les vacuoles.

Nos recherches montrent que les composés oxyflavoniques, comme les pigments anthocyaniques, peuvent, selon les cas, coexister dans les vacuoles avec des tanins ou se trouver dans des vacuoles totalement dépourvues de tanins.

Dans ce dernier cas réalisé dans les pétales de *Dianthus Caryophyllus* (Var. blanches ou jaunes) et dans les pièces du périanthe de *Narcissus Tazetta*, *Narcissus Jonquilla*, *Hyacinthus orientalis*, *Tulipa* (var. blanches ou jaunes), nous avons pu facilement étudier les caractères microchimiques de ces composés en les comparant à ceux des tanins des cellules de la moelle de la tige de Rosier et des cellules de Spirogyres. Les vacuoles qui renferment ces composés prennent avec les alcalis (solution de potasse, de soude ou d'ammoniaque) une couleur jaune très prononcée. Cette réaction connue depuis très longtemps permet, en général, de distinguer les composés oxyflavoniques des tanins qui, avec les mêmes réactifs, se colorent en brun rougeâtre. Cette coloration qu'on obtient avec une grande netteté dans les vacuoles des cellules tanifères du Rosier et des cellules des Spirogyres peut être constatée aussi dans des solutions de tanins (tanins commerciaux). Cependant des essais faits avec des solutions de tanins nous ont montré qu'à une concentration moyenne, les tanins peuvent prendre, avec les alcalis, la même teinte jaune que les composés oxyflavoniques, en sorte que cette réaction ne peut être considérée comme spécifique de ces derniers.

Avec l'acétate de plomb (réactif de COURTONNE, en particulier), les composés oxyflavoniques forment, dans les vacuoles, de fins précipités de couleur jaune ou jaune orangé caractéristiques (méthode préconisée par R. COMBES). Au contraire, *in vitro*, les tanins donnent, avec ce même réactif, un abondant précipité blanc, qui, par transparence, offre une couleur rose, et, dans les vacuoles,

forment de petits précipités incolores, qui lorsqu'ils sont très denses peuvent montrer également une teinte rose très pâle.

Enfin les composés oxyflavoniques, et c'est là leur réaction la plus importante, forment, avec les vapeurs de HCl à 40°, des cristaux jaunes de chlorhydrate de flavone, sous forme d'aiguilles isolées ou agglomérées et surtout de sphérocristaux (réaction de G. KLEIN). Ces cristaux se forment parfois dans les cellules elles-mêmes, mais jamais dans les vacuoles toujours détruites par les vapeurs de HCl ; le plus souvent, d'ailleurs, ils se déposent contre les parois cellulaires et en dehors des cellules. Cette dernière réaction si précieuse est cependant loin d'être positive dans tous les cas ; sa réussite semble dépendre à la fois du degré de concentration des composés oxyflavoniques dans la vacuole et de la constitution chimique du suc vacuolaire. Elle s'est montrée positive dans toutes les fleurs dépourvues de tanins, indiquées, plus haut, entre autres dans les fleurs de Tulipe et de Jacinthe, mais a toujours été négative dans l'épiderme des feuilles et du pédoncule floral, de ces mêmes plantes, sans doute par suite de la concentration insuffisante du composé oxyflavonique. Elle a réussi aussi dans les fleurs renfermant à la fois des composés oxyflavoniques et des tanins (Roses, *Prunus Japonica*), mais elle a toujours échoué dans d'autres cas où les cellules cependant renfermaient des composés oxyflavoniques en grande abondance (pétales d'Anémone blanche, ligules de *Chrysanthemum frutescens* (1), et d'autres Chrysanthèmes, de *Calendula officinalis*, périanthe de Glaïeul, corolle d'*Antirrhium majus*, fleurs et feuilles d'*Iris germanica*.

A ces réactions, nous en avons ajouté une série d'autres qui

(1) La cristallisation du composé oxyflavonique des vacuoles des ligules de *Chrysanthemum frutescens* et de *Calendula officinalis* a été obtenue par notre élève Mme Hurel-Py, au moyen d'un procédé beaucoup plus simple, par l'immersion prolongée des ligules dans l'eau ou dans une solution hypertonique de NaCl ou encore dans la glycérine. Dans ces conditions, le composé oxyflavonique cristallise dans la vacuole elle-même sous forme de gros sphérocristaux jaunes : ceux-ci sont solubles dans les alcalis et présentent tous les caractères microchimiques des composés oxyflavoniques tels que nous les avons indiqués, mais à un degré beaucoup plus intense ; ils ont, en outre, la propriété de se colorer par les colorants des mucilages : rouge de ruthénium, rouge neutre, hématoxyline de DELAFIELD et bleu coton, ce qui prouve une fois de plus le peu de spécificité de ceux-ci. Mme HUREL-PY a d'ailleurs pu extraire à l'état de pureté le composé oxyflavonique des fleurs de *Chrysanthemum frutescens*. Par contre, l'auteur n'est parvenu à faire cristalliser les composés oxyflavoniques d'autres fleurs par le même procédé que dans quelques cas rares.

sont les réactions générales des composés phénoliques, mais dont quelques-unes présentent, pour les composés oxyflavoniques, des caractères spéciaux qui permettent de les distinguer des tanins. Les vacuoles à composés oxyflavoniques prennent, avec les sels ferriques (perchlorure de fer, sulfate ferrique, etc.), une teinte homogène variant du gris verdâtre au brun clair, plus ou moins accentuée selon le degré de concentration du composé dans la vacuole, sans aucune précipitation. Les vacuoles à tanin, au contraire, prennent, avec ces réactifs, une couleur brun noirâtre intense, couleur d'encre (*Spirogyres*) et donnent lieu souvent à la production de précipité, plus colorés (cellules tanifères des tiges de Rosier).

Les vacuoles à composés oxyflavoniques réduisent l'acide osmique qui leur confère une teinte brun gris plus ou moins marquée, mais, en général, faible, et sans aucune précipitation ; les vacuoles à tanin réduisent d'une manière beaucoup plus prononcée l'acide osmique qui les colore en noir intense et, le plus souvent, précipite leur contenu. Les composés oxyflavoniques, comme les tanins, réduisent le nitrate d'argent et, au contact d'une solution de ce réactif, forment, dans les vacuoles qui les renferment, de petites particules noires d'argent métallique ; la réduction est plus marquée avec les tanins. Elle est beaucoup plus intense, dans les deux cas, avec le nitrate d'argent ammoniacal qui détermine, dans les vacuoles à composés oxyflavoniques et dans les vacuoles à tanin, la formation de très nombreuses particules d'argent métallique qui se réunissent en chaînettes : mais l'emploi du nitrate d'argent ne permet, en aucun cas, de distinguer les deux composés phénoliques.

Le chloromolybdate d'ammonium, réactif qui précipite les tanins en rouge ou en jaune foncé, confère aux vacuoles à composés oxyflavoniques une teinte jaune très pâle, sans aucune précipitation. Le réactif de BROEMER (acéto-tungstate de sodium) amène également la précipitation des tanins en jaune fauve et donne aux vacuoles à composés oxyflavoniques une couleur jaune pâle. Cette teinte jaune pâle obtenue par ces deux derniers réactifs est souvent très nette (pétales de Tulipe, de Jacinthe) ; dans d'autres cas, lorsque le composé oxyflavonique est moins concentré

dans la vacuole, elle peut être si faible qu'il est difficile de l'apprécier (*Dianthus*, *Narcissus*).

L'acétate de cuivre, qui précipite les tanins dans les vacuoles sous forme de précipités bruns rougeâtres, donne aux vacuoles à composés oxyflavoniques une couleur jaune foncé. L'acétate d'uranium, qui précipite également les tanins dans les vacuoles, mais en brun foncé violacé, confère aux vacuoles à composés oxyflavoniques une couleur jaune brun pâle. Le ferricyanure de potassium additionné d'ammoniaque précipite les tanins en rouge brun intense et communique aux vacuoles à composés oxyflavoniques une couleur brun rougeâtre très pâle. Cette réaction, très nette dans les pétales de Tulipe, est très faible dans d'autres cas (pétales de Jacinthe, de Narcisse et de *Dianthus*). Parfois, elle est stable ; dans d'autres cas, elle n'est que fugace et fait suite à une coloration jaune due à l'ammoniaque. Le bichromate de potassium et l'acide chromique, qui précipitent les tanins, dans les vacuoles, sous forme de nombreux corpuscules jaune ocre ou jaune brun, ne donne lieu à aucune précipitation dans les vacuoles à composés oxyflavoniques, mais confèrent à celles-ci une teinte jaune brun très faible, quoique très nette dans certains cas où les composés oxyflavoniques sont en solution très concentrée (pétales de Tulipe) ; dans d'autres cas, elle est à peine marquée ou même inappréciable. La réaction est beaucoup plus sensible avec l'acide chromique. Les alcaloïdes (solution de caféine (1) par exemple) déterminent une forte précipitation dans les vacuoles à tanin et ne précipitent pas le contenu des vacuoles à composés oxyflavoniques.

Les colorants vitaux tels que les bleus de crésyl, de toluidine, de Nil et de méthylène virent au bleu vert dans les vacuoles à composés oxyflavoniques et le rouge neutre au rouge framboise. Ces virages, qui sont l'indice d'une forte acidité des vacuoles, se retrouvent dans les vacuoles qui renferment des tanins. Les tanins précipitent, en outre, par les colorants vitaux et les précipités prennent une teinte plus accentuée que celle du suc vacuolaire, mais la coloration des vacuoles à composés oxyflavoniques est presque toujours aussi accompagnée de la précipitation de

(1) Le sulfate de spartéine donne également de très bons résultats.

substances colloïdales diverses contenues dans leur suc vacuolaire, en sorte que ces colorations, bien différentes, en général, de celles que prennent la plupart des vacuoles dépourvues de composés phénoliques, ne permettent pas de distinguer les vacuoles à tanin des vacuoles à composés oxyflavoniques.

D'une manière générale, la méthode de REGAUD qui précipite et insolubilise les tanins ne conserve pas les composés oxyflavoniques qu'elle ne précipite pas, si bien que, dans les coupes à la paraffine fixées par cette méthode, les vacuoles qui les renfermaient apparaissent vides de tout contenu. Toutefois, il peut arriver que, lorsqu'ils sont à l'état de solution très concentrée dans les vacuoles, ces composés soient partiellement retenus par adsorption par certaines substances colloïdales contenues dans le suc vacuolaire : ils apparaissent alors dans la vacuole, comme l'anthocyane dans certains cas, sous forme de plage d'un jaune brun très pâle, assez différente des précipités généralement gros et d'un brun plus accentué que forment les tanins dans les mêmes conditions. La méthode de MEVES, qui précipite également les tanins sous forme de granulations brunes ou noires, ne conserve, en aucun cas, les composés oxyflavoniques.

Ces réactions nous ont permis de distinguer, dans l'épiderme de ligules de *Chrysanthemum frutescens* et des pétales de fleurs blanches de certaines variétés d'Anémones, la présence de deux catégories de cellules : les unes renfermant un mélange de tanins et de composés oxyflavoniques, les autres ne contenant que des composés oxyflavoniques. Ces deux catégories de cellules apparaissent surtout très distinctement quand on traite l'épiderme par le réactif de BROEMER, le chloromolybdate d'ammonium, l'acétate de cuivre, l'acétate d'uranium, le ferricyanure de potassium additionné d'ammoniaque, le bichromate de potassium, l'acide chromique et les alcaloïdes.

Beaucoup des réactions par lesquelles nous avons pu reconnaître la présence des composés oxyflavoniques dans les vacuoles, notamment celles obtenues par le réactif de BROEMER, le chloromolybdate d'ammonium et le bichromate de potassium sont parfois si faibles qu'il faut pour les apprécier une certaine expérience et l'emploi de forts grossissements. Aussi nous a-t-il paru nécessaire, pour les contrôler, d'extraire le composé phénolique que nous

rapportions au composé oxyflavonique afin d'obtenir macrochimiquement des réactions plus nettes et de les comparer à celles constatées sous le microscope. L'extraction a été faite par trituration des pétales dans l'alcool par le procédé indiqué antérieurement et l'extrait alcoolique, une fois fortement concentré, a été additionné d'eau distillée et traité dans des tubes à essais par les réactifs que nous venons d'indiquer. Les réactions obtenues ont été exactement les mêmes que celles que nous avions constatées microchimiquement, mais beaucoup plus accentuées ; certaines réactions extrêmement faibles obtenues dans les vacuoles de plusieurs fleurs avec le réactif de Broemer, le chloromolybdate d'ammonium et le ferricyanure de potassium ont été extrêmement nettes dans les extraits. Seul le brunissement par le bichromate de potassium et l'acide chromique est resté très peu accentué et appréciable seulement à l'aide du comparateur d'un appareil colorimétrique pour pH.

Toutefois, la plupart de ces réactions étant communes à beaucoup de composés phénoliques et nos extraits n'étant pas purs, il y avait lieu de se demander si les vacuoles dans lesquelles nous les avions constatées ne renfermaient pas un mélange de plusieurs composés phénoliques et l'on pouvait objecter que les réactions obtenues n'étaient peut-être pas toutes attribuables au composé oxyflavonique dont nous avions constaté l'existence par la méthode de KLEIN. Il était donc nécessaire pour apprécier la valeur de ces réactions de les reproduire sur un composé oxyflavonique pur, à l'état de cristaux.

M. R. COMBES (1) a eu l'obligeance de nous confier un composé oxyflavonique pur extrait par lui des fleurs de Narcisse, ce qui nous a permis d'obtenir toutes les précisions désirables. Les composés oxyflavoniques étant très peu solubles dans l'eau, nous avons fait dissoudre les cristaux dans de l'alcool à 95°, puis la solution alcoolique très concentrée a été étendue d'une assez grande quantité d'eau distillée et soumise aux réactifs indiqués. Elle a donné des réactions en tous points semblables à celles obtenues à la fois

(1) Nous tenons à remercier ici M. R. COMBES qui non seulement a bien voulu nous confier cet extrait pur de composé oxyflavonique, mais encore nous a souvent fait profiter de son expérience sur cette question que ses travaux ont si largement contribué à éclaircir.

	COMPOSÉS OXYFLAVONIQUES			TANINS.
	(Dans les vacuoles)	(Dans nos extraits)	(Dans le composé pur)	(En solution)
Sels ferriques (perchlorure de fer, sulfate ferrique, etc.) .....	Coloration variant du gris vert au brun, plus ou moins accentuée selon le cas.	Coloration noir.	Idem.	Coloration noire intense (1).
Alcalis (solution de potasse, soude, ammoniaque).	Coloration jaune très prononcée.	Idem.	Idem.	Coloration variant, selon la concentration, du rose au brun rougeâtre et pouvant être jaune à une concentration moyenne.
Réactif de Courtonne.....	Précipité jaune ou jaune ocre.	Précipité jaune ou jaune ocre.	Idem.	Précipité blanche (rose par transparence).
Acéto-tungstate de sodium.....	Coloration jaune pâle.	Idem.	Idem.	Précipité jaune fauve.
Chloromolybdate d'ammonium.	Coloration jaune pâle.	Idem.	Idem.	Précipité jaune fauve ou rouge.
Acétate de cuivre ...	Coloration jaune très marquée.	Idem.	Idem.	Précipité brun rougeâtre.
Acétate d'uranium.	Coloration jaune brun.	Idem.	Idem.	Précipité brun violette.
Ferricyanure de potassium additionné d'ammoniaque	Coloration brun rouge pâle.	Idem.	Idem.	Précipité rouge.
Alcaloïdes (solution de caféine, de sulfate de quinine, etc.) .....	Aucune précipitation.	Idem.	Idem.	Abondant précipité blanc.
Acide osmique.....	Coloration brun gris.	Coloration brun gris devenant noire à la longue.	Idem.	Coloration d'un noir intense, immédiate.
Nitrate d'argent....	Formation de petites particules noires d'argent métallique, beaucoup plus abondantes avec le nitrate d'argent ammoniacal.	Coloration brun gris, devenant noire à la longue.	Idem.	
Bichromate de potassium et acide chromique.....	Coloration jaune brun très pâle, inappreciable dans certains cas, beaucoup plus nette avec l'acide chromique.	Coloration jaune brun appréciable seulement à l'aide d'un comparateur d'appareil colorimétrique pour pH.	Coloration jaune brun très nette.	Abondant précipité brun.
Bleus de méthylène, de créosyl, de toluidine, et de Nil.	Virage au bleu vert, accompagné de précipitation de colloïdes divers.	Virage au bleu vert.	Idem.	Idem.
Rouge neutre .....	Virage au rouge framboise, accompagné de précipitation de colloïdes.	Virage au rouge framboise.	Idem.	Idem.

(1) Le tanin, qui, en solution, ne forme pas de précipités visibles par les sels ferriques précipite souvent dans les vacuoles des végétaux supérieurs sous l'action de ces mêmes réactifs. Parfois, il donne lieu à de gros précipités globuleux ; en ce dernier cas, il semble que ces précipités globuleux résultent du fait que le tanin est uni à une autre matière colloïdale. De même, le tanin ne précipite pas normalement, en solution, par l'acide osmique, qui donne presque toujours des précipités dans les vacuoles à tanin : et il semble, en général,

dans les vacuoles et dans nos extraits ; certaines de ces réactions ont été beaucoup plus accentuées ; c'est ainsi que le brunissement par le bichromate de potassium, à peine marqué microchimiquement dans certains cas et seulement appréciable dans nos extraits à l'aide d'un comparateur, s'est montré extrêmement net. Quant au ferricyanure de potassium additionné d'ammoniaque, il a toujours produit une coloration brun rougeâtre très marquée, à la condition toutefois que l'ammoniaque ne soit pas en trop grande quantité et, contrairement à ce que nous avions constaté dans les vacuoles, cette coloration est toujours restée stable. Enfin, le composé pur nous a permis de démontrer que la coloration jaune obtenue par le réactif de BROEMER et le chloromolybdate d'ammonium, toujours très nette, n'est pas due, comme on aurait pu le penser, à l'alcalinité de la solution, car elle se produit aussi bien après acidification du milieu (1). Nous avons comparé ces réactions avec celles obtenues dans des extraits de tanin de la tige de Rosier et dans des solutions de tanin commercial. Le tableau précédent indique à la fois les réactions obtenues sur les vacuoles, dans nos extraits des pétales de *Dianthus*, de Tulipe, de Jacinthe et de Narcisse, dans le composé oxyflavonique pur de M. R. COMBES et dans des solutions de tanin commercial.

que ces précipités ne correspondent pas à des particules d'osmium réduit, mais au tanin lui-même sur lequel se dépose l'osmium réduit. La précipitation du tanin par l'acide osmique, dans les solutions, ne peut être obtenue qu'à un pH très acide.

(1) L'acidification a été effectuée soit avec l'acide acétique, soit avec l'acide chlorhydrique, après nous être assurés, d'une part, que ces acides ne déterminent pas de coloration jaune des composés oxyflavoniques, et, d'autre part, à l'aide du papier bleu de tournesol, que l'acidification était bien réalisée.

(à suivre)

## CHRONIQUES ET NOUVELLES

---

L'Académie des Sciences de Paris a décerné, en 1933, les Prix suivants :

Le Prix DESMAZIÈRES à M. René VANDENDRIES, docteur ès-sciences de l'Université de Louvain, Inspecteur de l'Enseignement, pour ses travaux sur la sexualité des Basidiomycètes.

Le Prix MONTAGNE à M. Roger HEIM, Sous-Directeur du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum national d'Histoire naturelle, pour ses travaux de mycologie.

Le Prix de COINCY à M. Louis EMBERGER, Professeur à l'Institut des Hautes-Etudes marocaines, chef du service de botanique à l'Institut scientifique chérifien, pour ses recherches sur la réversibilité mitochondriale et sa contribution à l'établissement de la flore méditerranéenne.

Le prix BIGOT DE MOROGUES à M. Serge WINOGRAD-SKY, Associé étranger de l'Académie des Sciences, pour l'ensemble de ses travaux sur la microbiologie du sol.

Le prix POURAT à M. Jean CHAZE, Assistant à la Faculté des Sciences de Paris, pour ses travaux biologiques sur les alcaloïdes du tabac.

Le Prix FANNY EMDEN à Mme Andrée COURTOIS-DRILHON, docteur ès-sciences naturelles, pour son ouvrage intitulé: *Etudes biochimiques sur la métamorphose des Lépidoptères. Les cristaux liquides du cholestérol. Le phosphore chez les Végétaux.*

Le Grand Prix des Sciences physiques à M. Clodomir HOUARD, Directeur du Jardin et de l'Institut botanique de Strasbourg, pour son œuvre sur les Cécidies.

VI<sup>e</sup> CONGRÈS INTERNATIONAL DE BOTANIQUE*Amsterdam, 2 - 7 septembre 1935*

En raison des demandes qui lui sont parvenues de divers côtés, le Comité d'Organisation du VI<sup>e</sup> Congrès International de Botanique a résolu de changer les dates du Congrès d'Amsterdam et de les fixer définitivement du

2 au 7 septembre 1935.

Les premières communications concernant ce Congrès sont déjà parvenues au Secrétariat. Prière d'envoyer toutes les autres au Secrétaire : M. le Dr M. J. Sirks, Wageningen, Hollande.

---

M. André EICHHORN est nommé assistant au Laboratoire de Culture du Muséum National d'Histoire Naturelle en remplacement de M. R. FRANQUET.

Mme HUREL-PY est nommée préparateur aux Travaux pratiques de Botanique (P. E. N.) de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris en remplacement de M. EICHHORN.

---

# LE DÉVELOPPEMENT DES ALGUES ET LA RÉFRANGIBILITÉ DE LA LUMIÈRE

par M. E.-C. TEODORESCO

## I. — INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Malgré les recherches fort nombreuses concernant le rôle des radiations lumineuses de diverses réfrangibilités dans la croissance et le développement des Algues, les résultats annoncés jusqu'ici par les différents expérimentateurs, sont encore fort incomplets et parfois contradictoires. Il suffit de mentionner que, d'après MEINHOLD, le maximum de développement des Diatomées a lieu dans la région vert-bleue du spectre, tandis que DANGEARD trouve qu'à la lumière bleue la multiplication de ces Algues est nulle.

D'ailleurs le fait que les cultures ont été réalisées, quelquefois, en utilisant des écrans colorés analysés seulement au point de vue spectroscopique *qualitatif*, ne permettait pas d'en tirer des conclusions indubitables ; ces analyses seules sont insuffisantes ; des mesures quantitatives sont indispensables.

Parmi les premiers physiologistes qui se sont occupés de cette question, il convient de citer KLEBS (1) qui s'est servi de diverses solutions colorées (acide picrique, chromate de potassium, sulfate de cuivre ammoniacal, bleu de méthylène, fuchsine) ; mais les résultats obtenus sont quelque peu incertains et l'auteur lui-même est loin d'attribuer « une valeur considérable à ces expériences » (2) ; il lui semble, toutefois, que, pour la production des organes sexuels,

(1) KLEBS G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896.

(2) G. KLEBS, l. c., p. 23.

les rayons bleu-violet sont plus importants que les rayons rouge-jaune (1).

Dans ses recherches sur le *Scenedesmus acutus*, GRINTZESCO, employant des cloches de SENEBIER, remplies de solutions de bichromate de potassium à 5 p. 100 ou de sulfate de cuivre ammoniacal à 5 p. 100 (couche de 2 à 3 centimètres d'épaisseur), avait constaté que le développement des colonies est plus actif à la lumière bleu-violette qu'à la lumière rouge-jaune (2).

Dernièrement, BROOKER KLUGH (3) est arrivé, pour le *Volvox* et le *Closterium*, à des conclusions inverses de celles de GRINTZESCO : la multiplication des cellules serait, d'après le premier de ces auteurs, plus intense à la lumière rouge qu'à la lumière bleue de même intensité ; les conclusions de KLUGH me paraissent d'autant plus intéressantes que cet auteur est un des premiers qui se soit servi d'écrans colorés de WRATTEN laissant passer à peu près les mêmes quantités d'énergie lumineuse (brought to very nearly the same total transmission, i. e. a close approximation to 2,9 per cent). Malheureusement l'auteur n'indique pas la composition spectrale de la source de lumière employée pour éclairer ses cultures, ni s'il a fait subir aux transmissions centésimales des corrections pour les réduire aux valeurs réelles par rapport à cette source ; en effet, en supposant que BROOKER ait exposé les Algues à une lumière plus riche en rayons rouges qu'en rayons bleus, il est évident que l'égalité de transmission de ses écrans n'a pas été effectivement réalisée.

D'autre part cet auteur est un des rares expérimentateurs qui, ayant cultivé des Algues à la lumière verte, ait trouvé qu'à cette lumière la multiplication des cellules est nulle (*Volvox aureus*) ou plus faible qu'en lumière rouge et qu'en lumière bleue (*Closterium acerosum*). Remarquons qu'il est assez difficile de trouver des écrans qui puissent isoler la région verte seule du spectre visible ; en effet, tous ces écrans verts passent insensiblement au bleu et au jaune et sont généralement peu transparents, de sorte que la lumière

(1) G. KLEBS, l. c. p. 110.

(2) J. GRINTZESCO, Recherches sur la morphologie et la physiologie de *Scenedesmus acutus*, *Bull. de l'herbier Boissier*, 1902, p. 277.

(3) BROOKER KLUGH, The Effect of Light of different Wave Lengths on the Rate of Reproduction of *Volvox* and *Closterium*: *New Phytologist*, vol. XXIV, 1925, p. 186-190.

tamisée est faible ; d'autre part ces filtres laissent passer, presque toujours, un peu de l'extrême rouge (1).

MEINHOLD (2) a employé comme écrans des solutions colorées et a mesuré également les quantités d'énergie radiante transmise par ses différents filtres ; cet auteur arrive à la conclusion que, dans la moitié la moins réfrangible du spectre visible, aussi bien les Diatomées que les Algues vertes *se multiplient beaucoup moins* rapidement que dans la moitié la plus réfrangible. Les expériences de MEINHOLD soulèvent une critique ; en effectuant les mesures thermo-électriques des quantités d'énergie qui traversaient ses écrans, cet auteur n'a pas suffisamment éliminé les radiations infrarouges (3) : et il est probable que son écran rouge ne laissait passer que peu de radiations. D'ailleurs MEINHOLD a bien vu que les calculs qu'il a effectués pour déterminer l'intensité de la croissance et de la multiplication des cellules par rapport aux quantités de radiations qui traversaient ses écrans colorés, sont illusoires ; dans ses conclusions, il est bien obligé de reconnaître que les valeurs obtenues pour la croissance (et pour l'assimilation) à la lumière rouge ne peuvent pas être prises en considération (« so muss ich in Folgenden ganz davon abstehen den Bereich des ersten Maximums mit in die Betrachtungen aufzunehmen »).

NADSON (4) employant comme écrans colorés une solution de bichromate de potassium d'une part et une solution de sulfate de cuivre ammoniacal de l'autre, arrive aux conclusions suivantes : dans la moitié la moins réfrangible du spectre visible, le développement du *Stichococcus* est faible ; au contraire, à la lumière bleu-violette les cultures se développent presque aussi bien qu'à la lumière blanche. Mais, dans le résumé trop sommaire, publié dans le *Botanisches Centralblatt*, on ne mentionne pas si l'auteur a fait des mensurations quantitatives de l'énergie radiante qui traversait ses écrans.

(1) A. HUBL, Die Lichtfilter, 1927, p. 60.

(2) Th. MEINHOLD, Beiträge zur Physiologie der Diatomeen, *Beiträge z. Biologie d. Pflanzen*, Bd. X, 1910, p. 353.

(3) Fr. BACHMANN, Ueber die Verwendung von Farbfiltern für pflanzenphysiologischen Forschungen, *Planta*, Bd. 8, 1929, p. 501.

(4) G. A. NADSON, Ueber den Einfluss des farbigen Lichtes auf die Entwicklung des *Stichococcus bacillaris* in Reinkulturen, *Bull. du jardin impérial bol. de St. Petersbourg*, t. 8, 1910, p. 137-150.

Les méthodes utilisées par les auteurs précédents et qui sont d'un emploi courant en physiologie végétale ont été vivement critiquées par M. P. A. DANGEARD (1) qui leur reproche surtout de ne pas tenir compte de certaines *radiations « parasites »* transmises par les écrans ; en se servant des pellicules colorées de WRATTEN, mais analysées seulement au point de vue *qualitatif*, ce savant trouve que la croissance et la multiplication des Algues vertes (*Scenedesmus quadricauda*, *Chlorella vulgaris*, *Hormidium*, *Raphidium falcatum*), des Cyanophycées (*Microcystis aeruginosa*, *Oscillatoria*) et des Diatomées (*Fragillaria mutabilis*, *Navicula*) « n'a lieu qu'à la lumière rouge-orangée ; les autres radiations n'ont aucun effet sur la végétation ; les Algues se comportent aux autres radiations (jaunes, vertes, bleues, indigo et violettes) comme à l'obscurité complète ; elles ne se multiplient pas » (2).

Mais en consultant les données obtenues pour la quantité d'énergie transmise par ces pellicules, on constate que les résultats des expériences de M. DANGEARD s'expliquent facilement ; d'après ce savant « l'écran  $\gamma$  (de WRATTEN) est en général inactif ou peu actif » ; en effet, si nous considérons seulement les radiations rouges entre  $\lambda$  640 et  $\lambda$  680, c'est-à-dire celles qui sont les plus actives dans le phénomène de l'assimilation chlorophyllienne, on constate que le pourcentage de la transmission de l'écran  $\beta$  est à peu près 13 fois plus grand que celui de l'écran  $\gamma$  (3) ; les quantités d'énergie transmise sont les suivantes.

LONGUEURS D'ONDE	TRANSMISSION	
	ÉCRAN $\beta$	ÉCRAN $\gamma$
640	10	0,78
650	9,2	0,37
660	8	0,37
670	7,1	0,49
680	6,6	1,24
	40,9	3,25

(1) P. A. DANGEARD, Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne et les questions qui s'y rattachent, *Le Botaniste*, 19<sup>e</sup> série, 1927.

(2) P. A. DANGEARD, l. c. p. 55 et 124-126.

(3) WRATTEN LIGHT FILTERS, Eastmann Kodak Company, 1922, p. 45-46 et 65.

Les tracés de la fig. 1, construits avec ces données numériques, montrent d'une manière encore plus claire les quantités de lumière transmises par ces deux pellicules de WRATTEN.

La partie la plus surprenante du Mémoire de M. DANGEARD, c'est celle où ce savant soutient que la moitié la plus réfrangible

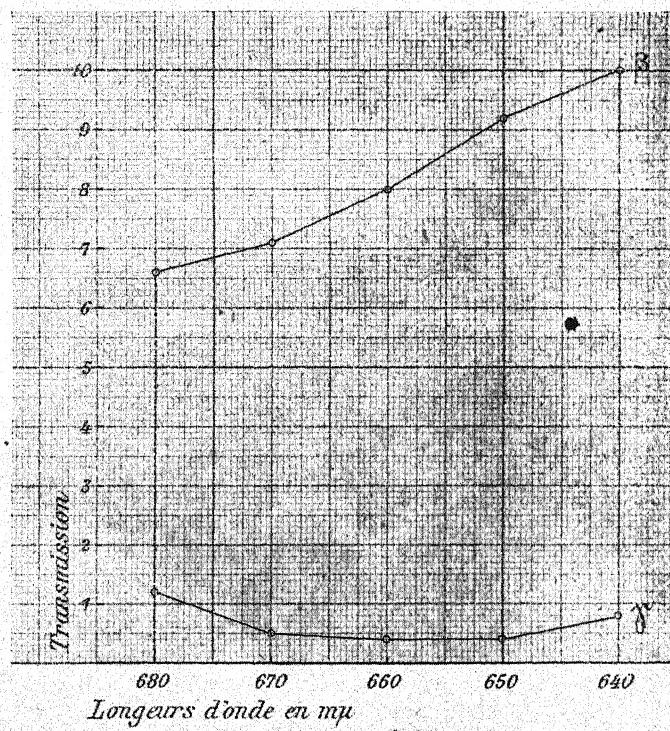


Fig. 1. — Energie lumineuse transmise par les pellicules de Wratten  $\beta$  et  $\gamma$ .

du spectre visible se comporte comme l'obscurité. Donc, tandis que des recherches de tous les expérimentateurs précédemment cités, il restait acquis que les Algues se développent aussi bien dans la moitié la plus réfrangible du spectre visible que dans la moitié la moins réfrangible, ce savant nie toute action des rayons bleu-violets. D'après M. DANGEARD, l'erreur fondamentale de tous les auteurs consiste dans le fait que leurs filtres « bleus » laissaient passer

de nombreuses radiations « parasites », soit rouges, soit rouge-orangées ; c'est-à-dire, lorsque derrière l'écran bleu il y a développement ou assimilation chlorophyllienne, la cause en est aux radiations parasites de la moitié la moins réfrangible du spectre visible ; en ce qui concerne l'assimilation, « les bandes VI, VII et VIII de la chlorophylle ne font pas partie du véritable pigment assimilateur, tel qu'il fonctionne dans la plante » (1).

A la suite de quelques recherches effectuées avec des méthodes de plus en plus précises, on est arrivé récemment à des résultats qui sont en désaccord avec ceux obtenus par M. DANGEARD.

Citons tout d'abord le Mémoire de WARBURG et NEGELEIN (2). En prenant toutes les précautions possibles et en employant des appareils de précision, les auteurs étudient l'influence des radiations de diverses longueurs d'onde et arrivent à la conclusion que les intensités de l'assimilation chlorophyllienne du *Chlorella* sont les suivantes \*

LONGUEURS D'ONDE	INTENSITÉS DE L'ASSIMILATION
Rouge 610-690 m $\mu$ .....	59
Jaune 578 m $\mu$ .....	53,5
Vert 546 m $\mu$ .....	44,4
Bleu 436 m $\mu$ .....	33,8

En se servant d'écrans colorés, SCHMUCKER (3) est arrivé, pour l'assimilation chlorophyllienne des Phanérogames, aux mêmes résultats que WARBURG et NEGELEIN.

Au point de vue de la question dont nous allons nous occuper, il reste donc acquis et confirmé, par une méthode très précise, que l'assimilation chlorophyllienne est encore assez intense même dans la lumière bleue.

Retenant les expériences sur le développement des Algues aux lumières de diverses réfringibilités, HARDER a montré dans un premier Mémoire (4) que les spores de *Nostoc punctiforme* germent,

(1) P. A. DANGEARD, I. c. p. 385.

(2) O. WARBURG und NEGELEIN, Ueber den Einfluss der Wellenlänge auf den Energieumsatz bei den Kohlensäureassimilation, *Zeitschr. für physikalische Chemie*, Bd. 106, 1923, p. 191-218.

(3) Th. SCHMUCKER, Ueber Assimilation der Kohlensäure in verschiedenen Spektralbezirken, *Jahrb. für wiss. Botanik*, Bd. 73, 1930, p. 824.

(4) R. HARDER, Ueber die Beziehung des Lichtes zur Keimung von Cyanophyceensporen, *Jahrb. für wiss. Botanik*, Bd. 58, 1919, p. 288.

en produisant un filament court, aussi bien à la lumière rouge qu'à la lumière bleue, avec cette différence que l'intensité de la germination est plus grande dans la moitié la moins réfrangible du spectre visible (écran de bichromate de potassium) que dans l'autre moitié (écran de sulfate de cuivre ammoniacal); c'est ainsi qu'au bout de sept jours, toutes les spores exposées à la lumière rouge avaient germé et avaient produit des filaments ayant jusqu'à 12 cellules, tandis qu'à la lumière bleue la grande majorité des filaments n'étaient composés que de 2 cellules; le même phénomène s'observe aussi bien sur agar aux sels minéraux que sur le même milieu contenant en plus 0,1 % de saccharose. Mais l'auteur remarque toutefois qu'" il serait faux de conclure que la lumière rouge est plus favorable à la germination et à la croissance de cette Cyanophycée que la lumière bleue "; le résultat obtenu serait dû, d'après HARDER, à la circonstance que l'intensité de la lumière qui traversait l'écran de sulfate de cuivre ammoniacal était, dans ses expériences, plus faible que celle de la lumière rouge (1).

Dans un autre Mémoire, paru presque en même temps que celui de WARBURG et NEGELEIN (2), HARDER s'occupe de la culture et de l'assimilation de deux Cyanophycées, le *Phormidium faveolarum* et une Oscillatoriacée non déterminée. A l'aide d'un galvanomètre Dubois-Rubens et d'une pile thermoélectrique, l'auteur mesure les quantités d'énergie lumineuse qui traversent ses filtres colorés; pour les trois sortes d'écrans utilisés, on a trouvé les valeurs suivantes.

ÉCRAN ROUGE	ÉCRAN BLEU	ÉCRAN BLANC
98	100	102

L'auteur a confirmé les résultats de la plupart des auteurs; en effet, il a constaté que ces Algues se développent bien derrière les trois sortes d'écrans, sans indiquer toutefois s'il y avait des différences notables entre les quantités de plantes produites aux trois sortes de lumières. Remarquons que le filtre bleu de HARDER (sulfate de cuivre ammoniacal) laissait passer de très faibles quantités de rayons rouges (*das aeussersste Rot*); pour éliminer même ces

(1) R. HARDER, l. c., p. 289.

(2) R. HARDER, Ueber die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen, *Zeitschr. für Botanik*, Bd. 15, 1923, p. 305.

petites quantités de lumière rouge, l'auteur joint à son écran bleu un deuxième écran de bleu de Berlin. HARDER a constaté toutefois, d'une manière précise, que le peu de rouge que laisse passer la solution de sulfate de cuivre ammoniacal n'a aucune influence, ne modifiant pas du tout l'intensité de l'assimilation (*auch nicht in allergeringsten in Betracht kommenden Einfluss auf die Assimilation austübt*) ; par conséquent les radiations « parasites », auxquelles M. DANGEARD attribue un rôle exagéré, ne peuvent pas modifier d'une manière appréciable le développement des Algues mises en culture.

Tandis que M. DANGEARD considère « comme à peu près insignifiant le rôle des rayons allant du bleu au violet » (1) dans la photosynthèse du *Chlorella vulgaris*, HARDER, au contraire, non seulement confirme, pour les Cyanophycées, les résultats obtenus pour le *Chlorella* par WARBURG et NEGELEIN, mais encore établit d'autres faits extrêmement importants ; l'auteur constate, par exemple, que les Algues *cultivées en lumière bleue*, assimilent mieux lorsqu'elles sont exposées à la lumière bleue, tandis que ces mêmes plantes assimilent moins quand on les place à la lumière blanche ou à la lumière rouge et cela même si les intensités de ces dernières sortes de lumière sont beaucoup plus grandes que celle de la lumière bleue ; c'est ainsi que les intensités de la photosynthèse sont :

LUMIÈRE BLEUE	LUMIÈRE ROUGE	LUMIÈRE BLANCHE
136	92	82

quoique les intensités lumineuses, exprimées en bougie-mètres, soient :

LUMIÈRE BLEUE	LUMIÈRE ROUGE	LUMIÈRE BLANCHE
500	3.247	5.301

Mentionnons encore une Note de Mlle Florence MEIER (2) sur le rôle des radiations ultra-violettes. Employant le dispositif de précision de BRACKETT et Mc ALISTER (3), elle expose une couche de *Chlorella vulgaris*, qui s'était développé à la surface de la gélose,

(1) P. A. DANGEARD, *i. c.*, p. 196.

(2) Florence E. MEIER, Lethal action of ultra-violet Light on a unicellular green Alga, *Smithsonian Miscellaneous Collections*, vol. 87, N° 10, 1932.

(3) BRACKETT and Mc ALISTER, A spectrophotometric development for biological and photochemical investigations, *Smithsonian Miscellaneous Collections*, vol. 87, N° 12, 1932.

dans la région ultraviolette de la lampe de mercure ; après une exposition de 21 minutes, on a constaté que les radiations de longueur d'onde plus courte que 3.022 angstroms ont une action nuisible sur les cellules de cette Algue, tandis que les radiations plus longues que 3.022 angstroms n'ont aucun effet appréciable, quoique l'intensité de ces dernières (mesurée à l'aide d'une pile thermo-électrique) ait été plus grande.

En résumé, l'ensemble des travaux que nous venons d'analyser fournit des résultats assez contradictoires ; ce sont ces incertitudes qui nous ont conduit à exécuter les recherches que nous allons exposer ; il nous a semblé indispensable de confirmer l'exactitude des documents nouveaux fournis pendant ces dernières années ou d'établir qu'ils ne sont pas conformes à la généralité des faits.

## II. — MÉTHODES. ÉCRANS EMPLOYÉS

Dans la présente étude, j'ai utilisé les méthodes modernes pratiquées en physiologie végétale dans les derniers temps. Les mesures thermo-électriques que j'avais effectuées pour mes recherches précédentes (1) et qui ont exigé un long et minutieux travail, m'ont servi également pour la culture des Algues ; la plupart de ces mesures ont été revues et améliorées. Dans ce qui suit, je me propose surtout de comparer entre elles les actions des *deux moitiés* du spectre visible, la moitié la plus réfrangible et la moitié la moins réfrangible ; mais dans un grand nombre d'expériences j'ai étudié également le rôle des radiations vertes.

Dans les recherches expérimentales dont la durée doit être assez longue, il faut avoir recours aux écrans absorbants colorés.

### *Évaluation du degré de multiplication des cellules.*

En ce qui concerne le degré de développement des Algues que j'ai cultivées, j'en ai fait l'appréciation de plusieurs manières.

1<sup>o</sup> A l'œil nu.

(1) E. C. TEODORESCO, Observations sur la croissance des plantes aux lumières de diverses longueurs d'onde, *Ann. des sc. nat.*, 10<sup>e</sup> série, t. IX, 1929, p. 201-336.

2<sup>o</sup> En comptant au microscope le nombre des cellules formées sur une surface connue.

3<sup>o</sup> En employant la centrifugation dans des tubes divisés bien calibrés.

4<sup>o</sup> Par la microphotographie.

Afin que cette appréciation fût évaluée le mieux possible, je répartissais, lors des semis, à chaque sorte de lumière, *les mêmes quantités* d'Algues; dans ce but, je prélevais, sur une même culture, une faible quantité de cellules que j'agitais fortement avec un certain volume de solution de Knop à 1/10, pour obtenir une suspension suffisamment homogène de cellules; ensuite, avec une pipette, je plaçais rapidement une goutte de cette suspension à la surface du milieu de culture (gélose 0,5 % — 2 %).

On sait que certaines Algues vertes inférieures et beaucoup de Cyanophycées se développent assez bien à l'obscurité complète, lorsqu'on leur procure des substances organiques hydro-carbonées; pour m'assurer que la gélose dont je me servais ne contenait pas de traces assimilables de ces substances, j'ai estimé nécessaire d'exposer, dans presque toutes mes expériences, quelques-unes des cultures à l'obscurité; lorsque le développement était nul à l'obscurité et que l'Algue commençait à dégénérer, cela indiquait l'absence des substances hydro-carbonées assimilables dans le milieu de culture. De cette manière, j'ai évité les objections qu'on pourrait me faire, à savoir que le développement en lumière bleue serait dû à la présence de substances organiques nutritives dans la gélose. Cette cause d'erreur doit être évitée surtout dans les recherches sur les Cyanophycées, qui se développent, comme on le verra, beaucoup plus lentement que les Chlorophycées lorsqu'on les expose à la lumière bleue.

(à suivre)

# ÉTUDE BIOCHIMIQUE DE *BACTERIUM XYLINUM*

par Mlle COZIC

(Suite)

---

## CHAPITRE III

### PRÉPARATION DE DIVERS SUCRES ET POLYALCOOLS

---

#### Introduction

- § 1. — Préparation des lactones  $\alpha$  et  $\beta$  glucoheptoniques.
  - a) Préparation des nitriles.
  - b) Préparation, séparation et propriétés des lactones.
- § 2. — Hydrogénéation des lactones glucoheptoniques en heptitols.
  - a)  $\alpha$  glucoheptitol.
  - b)  $\beta$  glucoheptitol.
- § 3. Oxydation du  $\beta$  glucoheptitol par *B. xylinum*.

#### Introduction.

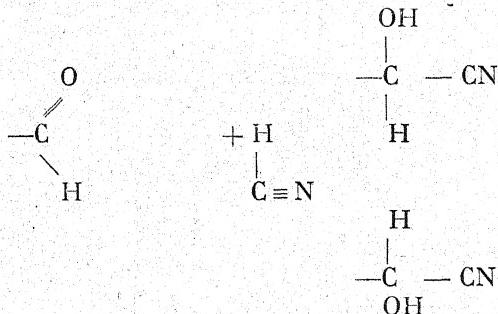
En vue d'étudier le métabolisme de *B. xylinum* sur quelques sucres et polyalcohols en C<sup>3</sup> et C<sup>7</sup>, nous avons préparé : la dioxyacétone, l' $\alpha$  heptitol, le  $\beta$  heptitol, le  $\beta$  heptose. Nous avons préparé un sucre réducteur par action de *B. xylinum* sur le  $\beta$  glucoheptitol mais nous n'avons pu le faire cristalliser.

La dioxyacétone a été préparée selon la méthode de G. BERTRAND

modifiée par BERHAUER et SCHOEN, (1928), par action de *B. xylinum* sur le glycérol.

L' $\alpha$  et le  $\beta$  glucoheptitol ont été préparés à partir du glucose, suivant la méthode de PHILIPPE (1912) légèrement modifiée dans le cas du  $\beta$  glucoheptitol.

D'après la méthode de KILIANI-FISCHER l'action de l'acide cyanhydrique sur un aldose en Cn donne deux nitriles Cn + 1 par simple addition de la molécule d'acide cyanhydrique.

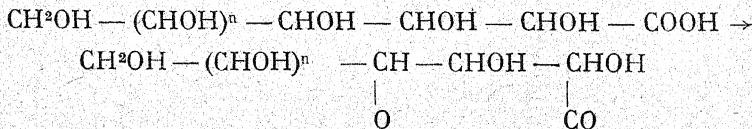


Un nouveau centre d'asymétrie est ainsi créé et l'on obtient les deux nitriles stéréoisomères en quantités très inégales.

Les deux composés  $\alpha$  et  $\beta$ , dits épimères selon l'expression de VOTOCEK, sont transformés conjointement en acide et lactone, puis séparés sous cette forme. Les préparations de l' $\alpha$  et du  $\beta$  glucoheptitol se poursuivent par réduction des lactones, et, enfin par oxydation du  $\beta$  glucoheptitol par *B. xylinum* on obtient un sucre réducteur.

### Lactones.

Les acides-alcools formés par fixation de l'acide cyanhydrique sur un aldose et hydrolyse ultérieure, sont en général peu stables, et ont grande tendance à prendre la forme lactonique :



HABERMANN observe le premier cette réaction interne en 1874.

D'après PHILIPPE (1912) le produit solide est un mélange de lactone pure et d'un peu d'anydride d'acide, et la solution renferme la lactone, l'acide et l'anhydride d'acide en équilibre. Cette formation

## ÉTUDE BIOCHIMIQUE DE BACTERIUM XYLINUM

d'anhydride a été nettement établie pour la lactone octonique ( $\alpha\alpha$ ) et surtout pour les lactones déconiques ( $\alpha$  et  $\beta$ ).

Toutes ces transformations expliquent le phénomène de mutarotation des lactones et la variation du pouvoir rotatoire par ébullition.

Aussi la connaissance du pouvoir rotatoire des lactones n'a qu'une valeur très relative : « le pouvoir rotatoire instantané dépend de la quantité plus ou moins grande d'anhydride mélangée à la lactone ; le pouvoir rotatoire limite est fonction de la proportion d'acide formé, laquelle résulte elle-même des conditions expérimentales (temps, température, concentration) »

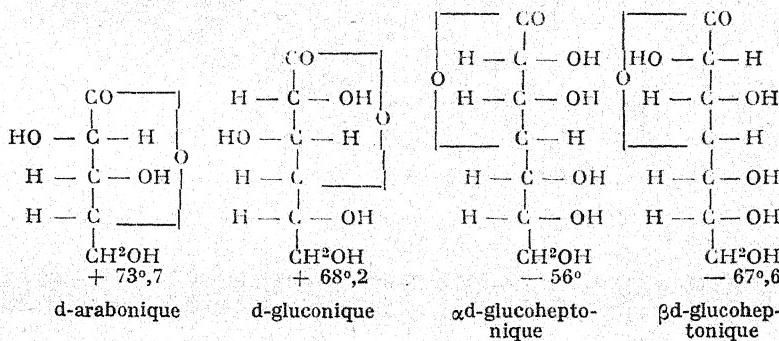
Si la valeur absolue du pouvoir rotatoire n'est pas d'une grande importance, il n'en est pas de même pour le signe de cette rotation, et HUDSON (1910) a pu déduire, d'une étude approfondie de 24 lactones, la règle suivante :

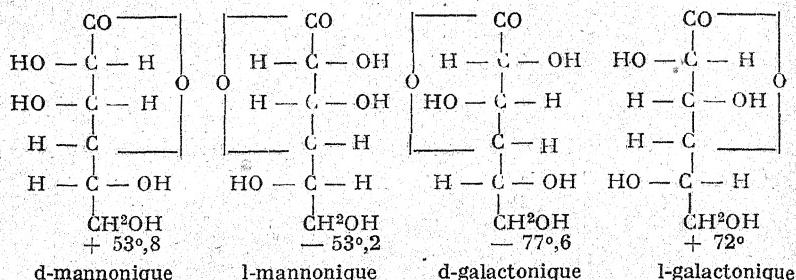
« Toute lactone, qui dans la formule écrite verticalement, présente l'oxhydrile  $\gamma$  [4] à droite est dextrogyre, tandis qu'elle tourne à gauche si l'oxhydrile en question se trouve à gauche de la chaîne. »

Jusqu'à présent cette règle n'a jamais été contredite pour les lactones stables. Elle est vérifiée en particulier dans le cas de la lactone  $\beta$  glucoheptonique.

Tableau 5

### LACTONES





Voici la suite des opérations réalisées :

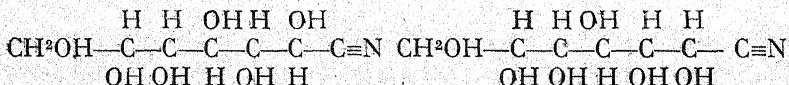
**§ 1 — Préparation des lactones.**

a) Préparation des nitriles.

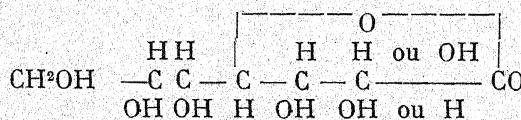
1<sup>o</sup> Préparation du glucose.

2<sup>o</sup> Préparation de l'acide cyanhydrique.

3<sup>o</sup> Réaction de Kiliani-Fischer, et obtention des deux nitriles glucoheptoniques  $\alpha$  et  $\beta$ .



puis des deux nitriles  $\alpha$  et  $\beta$  glucoheptoniques, et des deux acides, lesquels ne sont pas stables et se transforment spontanément en lactones par déshydratation interne :



b) Préparation des lactones.

1<sup>o</sup> Hydrolyse des nitriles.

2<sup>o</sup> Les lactones sont séparées par cristallisation de  $\alpha$ .

3<sup>o</sup> Le sirop de  $\beta$  lactone est purifié par transformation.

a) en sel de baryum.

b) en sel de brucine.

c) en sel de baryum.

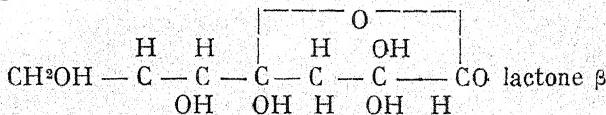
d) décomposition de ce sel en lactone et cristallisation de cette lactone.

4<sup>o</sup> Propriétés de la lactone  $\alpha$ .

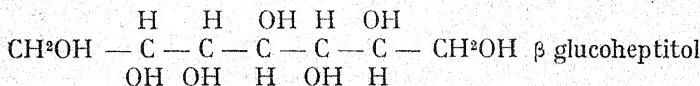
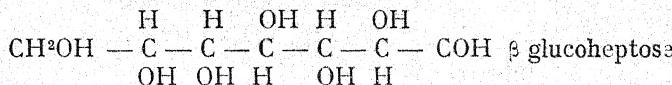
5<sup>o</sup> Propriétés de la lactone  $\beta$ .

§ 2 — *Hydrogénéation des lactones en heptitols.*

- a) Hydrogénéation de la lactone  $\alpha$  en  $\alpha$  glucoheptitol.
- b) Hydrogénéation de la lactone  $\beta$  en  $\beta$  glucoheptose puis du  $\beta$  glucoheptose en  $\beta$  glucoheptitol.



1<sup>o</sup> Transformation.



Cristallisation du  $\beta$  glucoheptitol.

2<sup>o</sup> Cristallisation du sirop de  $\beta$  glucoheptitol par passage par l'acétal.

3<sup>o</sup> Essai de cristallisation du  $\beta$  heptose et propriétés du  $\beta$  heptose.

4<sup>o</sup> Propriétés de l'heptitol  $\beta$ .

§ 3 — *Oxydation du  $\beta$  glucoheptitol par Bacterium xylinum :*

a) Obtention d'un sucre réducteur.

b) Propriétés colorées de ce sucre.

§ 1. — *Préparation des lactones  $\alpha$  et  $\beta$  glucoheptoniques.*

a) Préparation des nitriles.

La méthode de passage d'une ose aldéhydique ou cétonique à son homologue supérieur, utilise la réaction dite de KILIANI-FISCHER, imaginée en réalité par STHÜTZENBERGER en 1881, mais perfectionnée par ces deux savants.

Cette réaction est d'une très grande importance :

1<sup>o</sup> Elle permet d'allonger théoriquement la chaîne des oses à l'infini (FISCHER, 1890 [1], 1892, 1895 [1], E. FISCHER et PASSEMORE 1890, FISCHER et PILOTY, 1890, PHILIPPE 1912, et La FORGE 1920) mais les rendements sont de plus en plus mauvais (PHILIPPE).

2<sup>o</sup> De déterminer avec certitude la formule d'un sucre ou d'un polyalcool de composition inconnue par comparaison à

tel corps préparé synthétiquement (KILIANI, 1885, 1886, 1888). Le tableau de WOLHL et FREUDENBERG est ainsi basé sur la synthèse des sucres au moyen de la réaction des cyanhydrines (1923).

La préparation des lactones  $\alpha$  et  $\beta$  glucoheptoniques a été indiquée pour la première fois d'une façon détaillée par KILIANI qui les réalisa dans le but d'établir la constitution du glucose pour lequel plusieurs formules avaient été proposées.

E. FISCHER ultérieurement, 1892, opère avec des solutions plus diluées que celles de KILIANI, pour atténuer la formation de composés d'altération semblables à des goudrons, qui noircissent la solution et entravent la cristallisation du produit final.

Dans son travail de thèse, PHILIPPE, 1912, suit la méthode de E. FISCHER à quelques détails près. BOUGAULT et PERRIER l'appliquent de nouveau en 1920. GLASER et ZUCKERMANN, en 1927, insistent sur l'influence de la température. Mais, en général, tous cherchent à augmenter le rendement en lactone  $\alpha$ , alors que nous nous sommes attachés spécialement à la lactone  $\beta$ , la lactone  $\alpha$  étant toujours suffisamment abondante pour le but que nous nous proposions.

E. FISCHER applique la lettre  $\alpha$  à celui des deux isomères qui est obtenu le premier, donc le plus facilement.

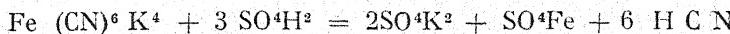
Le mode opératoire suivi par nous se rapproche beaucoup de celui de G. NITZBERG pour la lactone  $\alpha$  glucoheptonique (1926), cependant celle-ci est facilement cristallisable, contrairement à la lactone  $\beta$ .

#### 1<sup>o</sup>. — *Préparation du glucose.*

Le glucose utilisé est obtenu par purification du glucose massé. Le sucre impur est malaxé avec 10 à 15 % de son poids d'eau bouillante. Après refroidissement on essore le magma cristallin à la presse hydraulique. Cette opération est répétée trois fois. Une ou deux cristallisations dans l'eau suffisent ensuite pour obtenir un produit pur. A chaque opération on vérifie les pouvoirs rotatoires et réducteurs du corps obtenu, et on arrête les opérations quand les résultats sont voisins des chiffres normaux.

#### 2<sup>o</sup> — *Préparation de l'acide cyanhydrique.*

L'acide est préparé par action de l'acide sulfurique sur le ferrocyanure de potassium.



selon la méthode préconisée par G. BERTRAND.

L'appareil se compose :

1<sup>o</sup> — d'un ballon de pyrex de 4 l. chauffé par un bain de paraffine maintenu à la température de 110 - 115°.

2<sup>o</sup> — d'une colonne de LEBEL et HENNIGER de 4 éléments de 4 boules chacun. Les étranglements sont bouchés par de petits tampons de toile de Cu. La colonne est munie d'un thermomètre à sa partie supérieure.

3<sup>o</sup> — d'un réfrigérant de 2 m. de longueur et dont le tube intérieur est en étain.

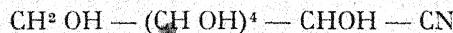
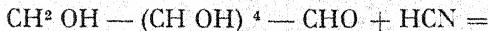
4<sup>o</sup> — d'un ballon de 250 cc en verre vert, préalablement étiré, afin qu'on puisse rapidement le fermer à la lampe et maintenu dans la glace pendant toute l'opération.

Toute la verrerie de l'appareil est nettoyée au mélange sulfo-chromique, à l'eau, à l'eau distillée et très soigneusement séchée.

800 grammes de ferrocyanure de potassium finement pulvérisés sont introduits dans le ballon et additionnés d'acide sulfurique à 75 % (900 gr. SO<sup>4</sup> H<sup>2</sup> pour 1.200 gr. d'eau). Ce mélange est préparé au dernier moment et versé encore chaud sur le ferrocyanure. Il faut boucher immédiatement avec la colonne à distiller, car le dégagement d'H C N commence presque aussitôt. Le ballon est placé dans le bain de paraffine chaud. L'acide distille à 26°. L'opération dure environ 5 heures et on recueille pour les proportions d'acide et de ferrocyanure indiquées, de 140 à 150 grammes d'H C N. Le ballon, toujours dans la glace, est fermé à la lampe aussi rapidement que possible.

### 3<sup>o</sup> — Réaction de KILIANI-FISCHER.

La réaction se fait suivant la formule suivante :



Théoriquement il faudrait donc utiliser 130 grammes d'HCN pour 1 kilogramme de glucose, mais il est bon de mettre un excès d'HCN et les meilleures proportions semblent être 150 grammes d'acide pour 1 kilogramme de glucose.

Le glucose est préalablement dissous dans l'eau à raison de 1 kg dans 4 l. d'eau, et la solution est additionnée de 2 à 3 cc d'NH<sup>3</sup>

La ballon d'HCN est refroidi dans la glace, pendant 1/2 heure au moins avant d'être ouvert, et le contenu est très rapidement versé dans la solution sucrée.

Il faut agiter afin de mélanger intimement les deux liquides, puis on abandonne à la température de 28° environ,

Le lendemain la solution brunit par suite de la formation de produits colorés, et s'assombrit de plus en plus.

Le glucose se transformant en nitrile glucoheptonique, la solution perd son pouvoir réducteur et l'on arrête l'opération quand celui-ci ne varie plus. Il est inutile de faire des dosages avant que la solution ne soit tout à fait noire, ce qui nécessite environ quatre semaines. Pour doser le sucre réducteur on fait une prise d'essai de 2 cc, on étend à 20, on ajoute quelques gouttes d' $\text{SO}_4\text{H}_2$  et on chauffe à l'ébullition pour chasser l'HCN en excès. Puis on poursuit le dosage de la manière habituelle. (dosage Bertrand)

Au bout d'un mois, 5 à 7 % du glucose restent encore inattaqués ; après une attente supplémentaire de 2 à 3 semaines, il ne reste plus que 1 à 2 % de glucose, mais jamais le pouvoir réducteur ne disparaît complètement, il y a toujours du glucose résiduel.

### b) Préparation des lactones.

#### 1° — *Hydrolyse des nitriles.*

La solution est alors versée dans une grande marmite en fonte émaillée et on la fait bouillir à feu nu, pendant une heure, pour chasser l'excès d'HCN. Puis on ajoute 1 kg de baryte hydratée qui doit être exempte de Na. Le mieux est d'employer la baryte industrielle recristallisée une ou deux fois et préalablement dosée à l'HCl. On ajoute la baryte en deux fois, chaque fois 0 k. 500, en suspension dans 2 l. d'eau distillée.

On fait bouillir le mélange jusqu'à ce qu'il ne se dégage plus d'ammoniaque, ce qui demande environ 6 heures. L'eau évaporée doit être constamment renouvelée pour éviter toute concentration de la solution ; dans le cas où celle-ci deviendrait trop épaisse, l'ébullition serait difficile, les gros bouillons en éclatant provoqueraient des projections et l' $\text{NH}_3$  se dégagerait plus difficilement. Pour favoriser ce dégagement, il faut remuer fréquemment la solution.

L'opération terminée, on verse dans une grande terrine et on

neutralise par la quantité d'acide sulfurique cinq fois normal nécessaire pour précipiter exactement la haryte.

Il est bon d'ajouter l'acide sulfurique par petites portions en remuant, et, comme le précipité de sulfate de baryum ne se dépose bien qu'en présence d'un léger excès d'acide, on dépasse un peu la neutralité, quitte à y revenir à l'aide de quelques pincées de carbonate de baryum.

On laisse déposer, puis on décante la solution. Le précipité est lavé à plusieurs reprises par 4 litres d'eau bouillante jusqu'à ce que le liquide surnageant soit presque incolore. Laisser déposer et décanter. Le précipité est ensuite essoré à la trompe puis trituré avec de l'eau chaude et essoré à nouveau.

Tous les liquides sont alors réunis et concentrés sous pression réduite jusqu'à sirop épais.

On verse dans une terrine et on abandonne le tout.

### 2<sup>o</sup> — *Cristallisation de la lactone $\alpha$ .*

Quelques jours après, la lactone  $\alpha$  commence à cristalliser et on peut l'essorer, après huit à quinze jours d'attente, soit à la presse, soit au buchner.

Les cristaux formés sont souillés de lactone  $\beta$ , inversement le sirop de lactone  $\beta$  est souillé de lactone  $\alpha$ .

Pour le débarrasser de la plus grande partie de celle-ci, on concentre de nouveau et on abandonne à cristalliser, après avoir amorcé. La deuxième cristallisation est en général un peu moins pure que la première.

La lactone  $\alpha$  peut être purifiée de deux façons différentes : soit par dissolutions et recristallisations successives, soit par lavages à l'alcool. Le mieux est de combiner les deux procédés : après deux ou trois malaxages avec l'alcool, une seule cristallisation suffit pour obtenir un corps presque pur.

### 3<sup>o</sup> — *Purification de la lactone $\beta$ .*

Le procédé employé est celui que nous avons indiqué dans notre travail : *Epimérisation de la lactone  $\alpha$  en lactone  $\beta$  (1932).*

Les lactones épimères sont souvent difficiles à séparer complètement et, pour purifier la lactone  $\beta$ , on passe par l'intermédiaire du sel de brucine. On pourrait pour cela traiter directement la lac-

tone par la brucine (PHILIPPE), mais il est bien préférable d'employer la méthode qui est préconisée par G. BERTRAND et que nous avons déjà employée dans la séparation des glucolactones après épimerisation d' $\alpha$  en  $\beta$  (1932).

- a) Lactone + BaOH  $\longrightarrow$  heptonate de baryum
- b) Heptonate de baryum + sulfate de brucine  $\longrightarrow$  heptonate de brucine.
- c) Heptonate de brucine + BaOH  $\longrightarrow$  heptonate de baryum  
Purification de ce sel.
- d) Heptonate de baryum + SO<sub>4</sub>H<sub>2</sub>  $\longrightarrow$  lactone.

a) Le sirop de lactone est délayé dans 15 parties d'eau. On dose l'acidité totale de la solution (acidité actuelle et acidité correspondant à la lactone qui se transforme en acide sous l'influence de l'addition de baryte qui rompt l'équilibre acide-lactone). On ajoute la quantité de baryte nécessaire à sa neutralisation plus un excès de 10 %. On vérifie que la solution n'est plus acide et on fait barbotter un courant de gaz carbonique qui précipite la baryte en excès sous forme de carbonate de baryum insoluble.

On fait bouillir pour décomposer la petite quantité de bicarbonate de baryum qui a pu se produire ; on filtre à chaud. On obtient ainsi une solution limpide d'heptonate de baryum que l'on transforme en heptonate de brucine par double décomposition avec du sulfate de brucine.

b) Le sulfate de brucine est préparé à partir de la brucine du commerce, dont on dissout 266 gr. dans 4 litres d'eau bouillante, acidulée par 40 cc d'acide sulfurique. La solution chaude est filtrée et par refroidissement donne de magnifiques cristaux de sulfate de brucine cristallisés que l'on essore et lave.

Il est nécessaire d'opérer en solution diluée pour obtenir une séparation facile du SO<sub>4</sub>Ba et de l'heptonate de brucine.

A la solution d'heptonate de baryum on ajoute peu à peu la solution chaude de sulfate de brucine. Dès la transformation complète de l'heptonate de baryum en sel de brucine, le sulfate de baryum formé, jusque là en suspension dans le liquide, tombe lentement au fond du vase, ce qui dénote la fin de la réaction. Après un repos d'une nuit, le précipité essoré est lavé plusieurs fois, tous les liquides sont réunis et concentrés, mais sans atteindre la consistance

sirupeuse : l'heptonate de brucine ne cristallise bien qu'en présence d'eau ce qui implique l'existence d'une ou plusieurs molécules d'eau dans sa formule, ainsi que la plupart des sels de brucine.

Aussi la solution versée encore bien liquide dans une terrine, cristallise rapidement et peut déjà être essorée le lendemain. Après deux ou trois lavages, le sel est généralement très blanc. Les eaux de lavage concentrées, fournissent une cristallisation moins satisfaisante ; quant aux cristaux de troisième jet, ils sont très souillés d'heptonate de brucine  $\alpha$ .

c) La transformation de l'heptonate de brucine en heptonate de baryum s'effectue par addition de baryte hydratée.

100 gr. d'heptonate de brucine dissous dans 600 gr. d'eau chaude sont décomposés par 30 gr. de baryte en solution dans 600 cc d'eau. On chauffe au bain-marie, pendant une dizaine de minutes, pour rassembler la brucine qui surnage. Après complet refroidissement on éssore, et, dans le liquide filtré une nouvelle portion de 100 gr. est dissoute, puis précipitée comme précédemment par 30 gr. de baryte.

La brucine est essorée le lendemain. On s'assure que tout l'heptonate de brucine est décomposé en vérifiant que la solution ne précipite plus la baryte, et d'autre part, on se débarrasse de l'excès de baryte qui a pu être introduit en suivant la méthode déjà utilisée.

(Jusqu'à présent l'heptonate de baryum n'avait pu être obtenu cristallisé, mais nous avons été heureux de voir après de longs essais, nos efforts couronnés de succès.)

Pour purifier la solution d'heptonate de baryum encore souillée de traces de brucine, nous avons utilisé la grande solubilité de cette alcaloïde dans le chloroforme.

Le liquide, concentré à un volume de 350 cc, est versé dans une allonge à robinet. On ajoute 400 cc de chloroforme et on agite doucement pour ne pas faire émulsion. On décante le solvant, on le filtre et le distille, jusqu'à ce qu'on obtienne un résidu de quelques centimètres cubes, que l'on évapore à sec, pour peser la brucine dissoute. Après sept épuisements, il ne reste plus d'alcaloïde ; la quantité totale extraite n'a jamais atteint 5 gr. Le même chloroforme est utilisé pour toute la série des opérations.

d) La solution pure d'heptonate de baryum est alors traitée par la quantité d'acide sulfurique (cinq fois normale) nécessaire

pour transformer le sel en lactone. L'acide est versé par petites portions : au moment où la réaction se termine, le précipité de sulfate de baryum tombe au fond du vase. On décante, on essore, on lave le précipité et tous les liquides réunis, concentrés dans le vide à sirop clair, sont abandonnés à cristalliser dans une petite capsule de verre ; quelques jours après, le tout est une masse compacte. On broie les cristaux avec un peu d'alcool, on les essore, on les lave et on aban-donne à dessécher dans le vide.

200 gr. d'heptonate de brucine nous ont donné 65 gr. de  $\beta$  lactone cristallisée. Or 200 gr. d'heptonate de brucine correspondent à 67 gr. de lactone, nous avons donc un rendement de 97 %.

La quantité de  $\beta$  lactone obtenue étant insuffisante nous en avons préparée par épimérisation de lactone  $\alpha$ . (1932).

#### 4<sup>o</sup> — Propriétés de la lactone $\alpha$ glucoheptonique.

La lactone  $\alpha$  cristallise facilement en beaux cristaux.

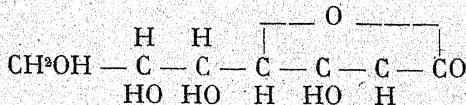
*Point de fusion.* G. NITZBERG donne comme point de fusion au bloc Maquenne 156-157°, nous avons obtenu 156°.

*Solubilité.* Elle est très soluble dans l'eau : 100 cc d'une solution saturée à 25°, renferment 43 g. de lactone. La lactone  $\alpha$  se dissout assez bien dans l'alcool chaud.

*Pouvoir rotatoire.* Le pouvoir rotatoire est lévogyre conformément à la règle de HUDSON.

Après 10 minutes de dissolution le pouvoir rotatoire spécifique est de —51°, 7, après 6 heures il tombe à —48° pour s'y stabiliser.

#### 5<sup>o</sup> — Propriétés de la lactone glucoheptonique $\beta$ .



La lactone  $\beta$  cristallise en très fines aiguilles anhydres.

*Point de fusion.* — PHILIPPE donne comme point de fusion au bloc MAQUENNE, 161° - 162°, nous avons obtenu les mêmes chiffres.

*Solubilité.* Elle est très soluble dans l'eau : 100 cc d'une solution saturée à 25° renferment 58 g. de lactone. La lactone  $\beta$  se dissout assez bien dans l'alcool chaud, 100 cc d'alcool à 90° bouillant en dissolvant 20 grs.

*Pouvoir rotatoire.* — Le pouvoir rotatoire est lévogyre conformément à la règle de HUDSON.

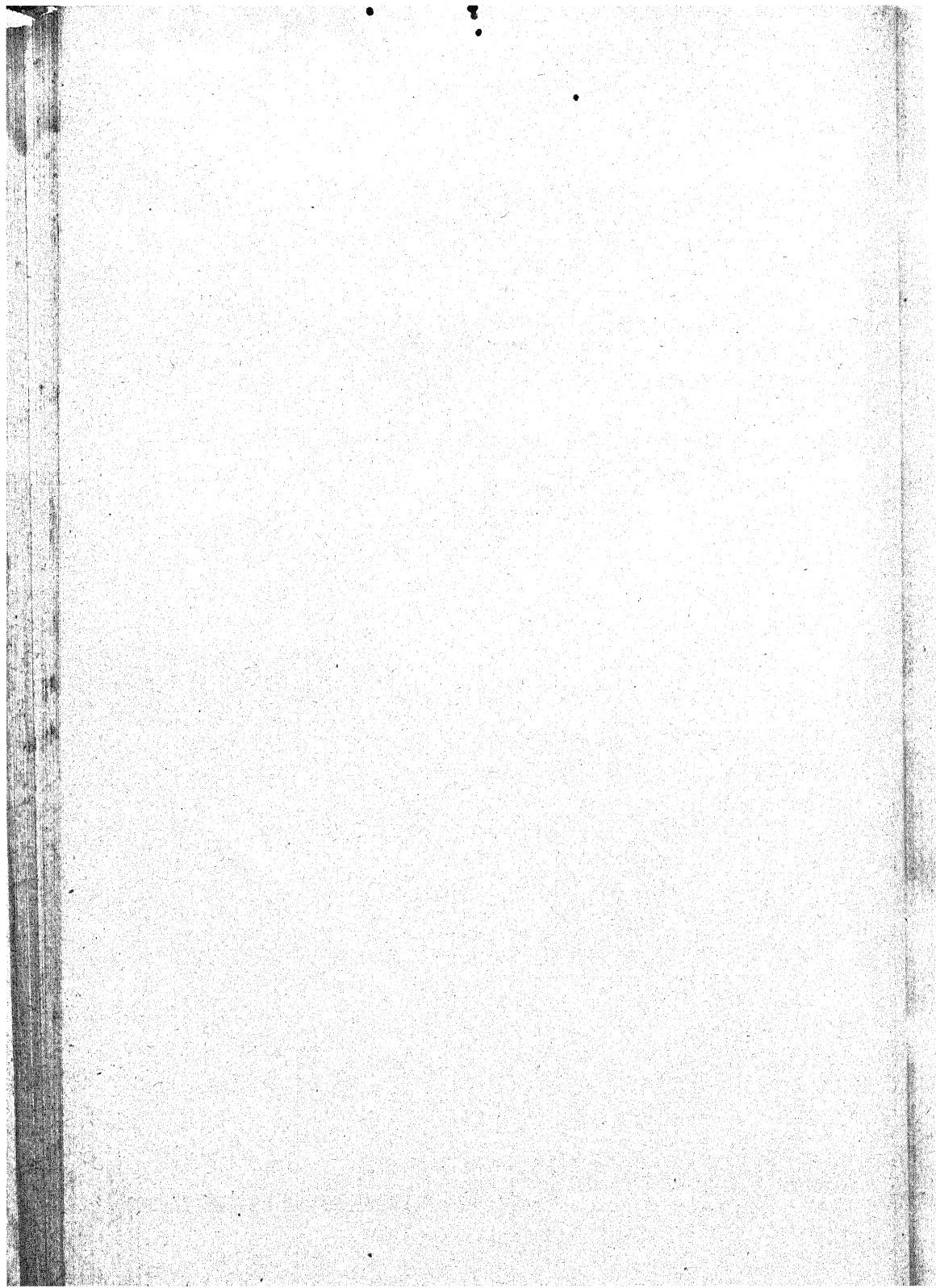
Après 3 minutes de dissolution, une solution à 10 % a un pouvoir rotatoire de  $-82^\circ$ , 1.

Après 6 heures, il tombe à  $-68^\circ$ , 2 pour se stabiliser aux environs de  $-68^\circ$  ( $-67^\circ$ , 9 PHILLIPE,  $-67^\circ$ , 6 HUDSON)

Nous avons vu quelles conclusions sur l'équilibre lactone, acide, anhydride d'acide, PHILIPPE tire de ces variations du pouvoir rotatoire.

(à suivre)

---



# RECHERCHES CYTOLOGIQUES SUR LES PIGMENTS ANTHOCYANIQUES ET LES COMPOSÉS OXYFLAVONIQUES

par M. A. GUILLIERMOND.

(*Suite et fin*)

---

Ainsi on voit par ce tableau que, parmi les réactions que nous avons indiquées pour la caractérisation des composés oxyflavoniques, plusieurs sont nettement différentielles pour les composés oxyflavoniques et les tanins, notamment celles obtenues par le réactif de COURTONNE, par le réactif de BROEMER, par le chloromolybdate d'ammonium, par l'acétate de cuivre, par le ferricyanure de potassium, par le bichromate de potassium (1) et l'acide chromique, et enfin par les alcaloïdes. Prises séparément, chacune de ces réactions n'a qu'une valeur restreinte, mais leur ensemble permet de reconnaître la présence des composés oxyflavoniques lorsque la cristallisation par les vapeurs de HCl ne peut être réalisée, et dans le cas où les vacuoles sont dépourvues de tanins.

Par contre, dans tous les cas où les vacuoles renferment à la fois des tanins et des composés oxyflavoniques (étamines d'*Acacia*

(1) On pourrait éprouver certaines difficultés à distinguer les composés oxyflavoniques par le bichromate de potassium, le réactif de BROEMER et le chloromolybdate d'ammonium dans le cas où les tanins n'existeraient dans les vacuoles qu'en quantité minime, car, dans les solutions très diluées de tanin, ces réactifs peuvent donner simplement une coloration et ne précipitent qu'à une concentration plus élevée de la solution. Mais il n'en est pas de même pour les alcaloïdes, entre autres pour la caféine, qui précipitent les tanins même dans des solutions très diluées et constituent le réactif le plus sensible de ces produits. L'acétate de cuivre et l'acétate de plomb d'ailleurs donnent aussi des réactions toutes différentes de celles du tanin.

*dealbata*, ligules de *Chrysanthemum frutescens* et d'autres Chrysanthèmes, de *Calendula officinalis*, pétales d'Anémones blanches, de *Cheiranthus Cheiri*, *Prunus japonica*, *Rosa* var. blanches ou jaunes, ces réactions deviennent inefficaces et ne permettent pas de distinguer, dans les vacuoles, les deux composés phénoliques. La réaction de KLEIN peut seule alors permettre de reconnaître l'existence des composés oxyflavoniques et, dans le cas où elle est négative, il faut alors avoir recours à la précipitation par le réactif de COURTONNE. La méthode de KLEIN nous a permis d'obtenir la formation de cristaux de chlorhydrate de flavone dans les feuilles, les tiges, les pétales de Roses, les pétales de *Prunus japonica*, de *Cheiranthus Cheiri*, les étamines d'*Acacia dealbata* et les plantules de Ricin, mais elle a été négative dans les ligules de *Chrysanthemum frutescens* et autres Chrysanthèmes, de *Calendula officinalis*, ainsi que dans les pétales de variétés blanches d'Anémone, les pétales de *Primula officinalis*, de Cerisier, etc., qui renfermaient du tanin.

Il convient d'ajouter que nos recherches ont établi que la méthode de KLEIN permet d'obtenir assez fréquemment des cristaux de chlorure d'anthocyanol dans les fleurs renfermant des pigments anthocyaniques. Ceux-ci, d'un beau rouge, se présentent presque toujours à l'état de sphérocristaux. La cristallisation de l'anthocyane a été obtenue dans les fleurs de Tulipe, *Dianthus Caryophyllus*, *Ranunculus asiaticus*, *Tropaeolum majus*, *Lathyrus odoratus* et dans les roses ; elle a échoué ailleurs (fleurs de *Papaver orientale*, *Myosotis*, *Centaurea cyanus*, Lilas, *Camellia japonica*, *Orchis maculata*, *Iris germanica*, Glaïeul, Anémones, *Matthiola annua*, *Anthirrhinum majus*, etc. Cette méthode appliquée aux fleurs à pigments anthocyaniques nous a montré également que très souvent, on obtient, à côté des cristaux rouges de chlorure d'anthocyanol, des cristaux jaunes de chlorhydrate de flavone et que beaucoup de fleurs qui ont formé leurs pigments anthocyaniques peuvent contenir, en même temps que l'anthocyane et dans les mêmes vacuoles, une assez grande quantité de composés flavoniques (fleurs rouges de Tulipe, *Tropaeolum majus*, *Ranunculus asiaticus*, *Lathyrus odoratus*, var. rose).

## CARACTÈRES DIFFÉRENTIELS DES TANNINS,

## DES COMPOSÉS OXYFLAVONIQUES ET DES PIGMENTS ANTHOCYANIQUES

	<i>Tanins dans les vacuoles des Spirogyres et des cellules de tige de Rosier.</i>	<i>Composés oxyflavoniques dans les vacuoles.</i>	<i>Pigments anthocyaniques dans les vacuoles.</i>
<i>Sels ferriques</i>	Coloration noire encre, avec parfois précipités plus colorés.	Coloration variant du gris vert au brun plus ou moins accentué.	Coloration brun violacé plus ou moins accentuée, parfois noire.
<i>Alcalis.....</i>	Coloration brun rougeâtre ou jaune. Précipités incolores pouvant quand ils sont très denses avoir une teinte rose très pâle.	Coloration jaune très prononcée. Précipités d'un jaune très marqué.	Coloration presque toujours verte. Généralement précipité vert ou, dans quelques cas, précipité rouge.
<i>Acétate de plomb .....</i>	Cristaux jaunes (aiguilles isolées ou agglomérées et surtout sphérocrustaux de chlorhydrate de flavone.)		Parfois formation de cristaux (généralement sphérocrustaux) de chlorure de flavone.
<i>Vapeurs de HCl à 40°</i>	Coloration noire intense avec généralement de nombreux précipités plus fortement colorés.	Coloration brun gris plus ou moins accentuée.	Coloration variant de brun gris au noir.
<i>Acide osmique .....</i>	Formation de nombreuses particules noires d'argent métallique, plus nombreuses avec le nitrate d'argent ammoniacal et accompagnées d'une teinte noirâtre du suc vacuolaire.	Formation de particules noires d'argent métallique, beaucoup plus nombreuses avec le nitrate d'argent ammoniacal.	Idem.
<i>Nitrate d'argent.....</i>	Précipités jaune fauve.	Coloration jaune pâle	
<i>Acéto-tungstate de sodium .....</i>	Précipités jaunes ou rougeâtres.	Coloration jaune pâle	
<i>Chloromolybdate d'ammonium .....</i>	Précipités brun rouge.	Coloration jaune.	
<i>Acétate de cuivre.....</i>	Nombreux précipités jaune brun.	Coloration brun très pâle.	
<i>Bichromate de potassium et acide chromique.....</i>	Nombreux précipités incolores, animés de mouvements browniens et se fissonnant peu à peu en gros globules.	Aucune précipitation	Le plus souvent coloration passant en quelques minutes du violet au bleu ou au vert, puis au jaune brun.
<i>Alcaloides.....</i>	Coloration bleu vert avec précipitation sous forme de nombreuses granulations de couleur plus foncée.		Idem.
<i>Bleus de méthylène, de créosyl, de toluidine et de Nil (coloration vitale).....</i>		Coloration bleu vert avec souvent précipités d'un bleu vert plus foncé.	
<i>Rouge neutre (coloration vitale).....</i>	Coloration rouge framboise avec précipitation sous forme de granulations plus colorées.	Coloration rouge framboise avec souvent précipitation.	

<i>Coupes fixées par la méthode de Regaud.</i>	Nombreux précipités vacuolaires sous forme de gros globules teints en jaune brun, ou lorsque le tanin n'est qu'en petite quantité, fin coagulum jaune brun.	Généralement, la vacuole apparaît comme un espace vide ; très rarement fin coagulum jaune brun pâle résultant de l'adsorption partielle du composé oxyflavonique par des substances colloïdales diverses.	Parfois, le pigment n'est pas conservé, la vacuole renferme un fin coagulum jaune brun pâle, résultant de l'adsorption du pigment par diverses substances colloïdales. Les cristaux d'anthocyanine sont toujours conservés et teints en gris jaune pâle.
<i>Coupes fixées par la méthode de Meves.</i>	Nombreux précipités de tanin noirs ou bruns.	Les composés oxyflavoniques ne sont pas conservés.	Le pigment n'est pas conservé, sauf quand il est cristallisé ; les cristaux sont teints en gris.
<i>Coupes fixées au formol.</i> .....	Dissolution dans certains cas ; dans d'autres, insolubilisation sous forme de précipités jaunes très pâles.		Les pigments anthocyaniques se dissolvent plus ou moins vite dans le formol ; parfois ils sont retenus dans la cellule et adsorbés par les tanins ou d'autres substances colloïdales sous forme de précipités rouges.
<i>Alcool</i> .....	Dissolution.	Dissolution.	Dissolution, sauf pour certains pigments qui restent adsorbés par des substances colloïdales dans les vacuoles et apparaissent, après traitement à l'alcool, colorés en rouge. Les cristaux d'anthocyanine sont presque toujours conservés pendant plusieurs heures ou plusieurs jours.

C) Caractères différentiels des tanins, des composés oxyflavoniques et des pigments anthocyaniques.

Notre étude nous permet donc d'esquisser, dans un tableau, les caractères microchimiques que l'on peut utiliser pour la distinction, dans les vacuoles, des tanins, des composés oxyflavoniques et des pigments anthocyaniques.

**D) Mode de formation cytologique des pigments anthocyaniques.**

Au point de vue cytologique, les pigments anthocyaniques peuvent se former selon deux modes : soit dans des cellules méristématiques pourvues de nombreuses et minuscules vacuoles, d'aspect mitochondriforme, soit dans des cellules entièrement différenciées et possédant déjà une unique et énorme vacuole.

1<sup>o</sup> Le premier cas se trouve réalisé dans les cellules épidermiques de beaucoup de feuilles et surtout dans diverses productions épidermiques (poils sécrétors, dents du limbe), dans certaines cellules de la plantule de Ricin et dans quelques fleurs (*Pelargonium*, *Fumeterre*, *Medicago sativa*). Le pigment apparaît, dans ce cas, de très bonne heure, et peut même, dans certains cas, s'édifier de toutes pièces dès les premiers stades du développement des cellules. C'est ce qui se produit assez fréquemment dans les dents des folioles de Rosier, du moins dans certaines variétés, contrairement à ce qu'a avancé P. DANGEARD. Si, en effet, dès leur naissance, les dents des folioles de Rosier ne renferment pas de pigment, il est incroyable que, dans certaines variétés, l'anthocyane apparaisse d'abord à l'extrémité des dents ayant acquis un certain développement, c'est-à-dire dans les cellules occupées par des cellules méristématiques au moyen desquelles se continue la croissance. Ce n'est, au contraire, qu'en dernier lieu qu'elle s'opère dans les régions plus différenciées de la base dans lesquelles les cellules sont déjà pourvues d'assez grosses vacuoles en voie de confluence et qui renferment des composés oxyflavoniques ; la pigmentation s'effectue donc en sens inverse de la croissance : elle commence dans la région la plus jeune de l'extrémité de la dent pour s'achever dans les cellules différenciées de la base. Enfin, la pigmentation se fait d'une manière très irrégulière et il existe des cas où les dents prennent naissance aux dépens de cellules du méristème basal des folioles déjà pourvues de pigment et dans lesquelles le pigment apparaît dans les dents les plus jeunes, dès le début de leur formation. Dans d'autres cas, la pigmentation peut ne se produire, au contraire, qu'à un stade assez tardif, au moment où les vacuoles sont en voie de gonflement et de confluence

et même dans des cellules déjà pourvues d'une seule grosse vacuole.

2<sup>o</sup> Le second cas est réalisé dans tous les fruits et dans la grande majorité des fleurs. Là, le pigment n'apparaît que très tardivement dans des cellules ayant presque achevé leur croissance et déjà pourvues d'une seule et énorme vacuole. Ce cas est de beaucoup plus fréquent que le premier.

Ceci nous montre donc que les pigments anthocyaniques peuvent, en réalité, apparaître à tous les stades de l'évolution des vacuoles, tantôt d'une manière très précoce dans des cellules méristématiques où ils peuvent s'édifier de toutes pièces dans des vacuoles filamenteuses, tantôt au cours de la différenciation des cellules dans des vacuoles déjà gonflées et en voie de confluence, tantôt et beaucoup plus fréquemment encore dans des cellules adultes pourvues d'une unique et énorme vacuole. Ces faits sont donc en accord avec l'opinion formulée par R. COMBES sur la genèse des pigments anthocyaniques, à la suite de recherches d'ordre purement biochimique.

Il importe de remarquer, en outre, que, dans un certain nombre de cas, les pigments anthocyaniques apparaissent dans des cellules déjà très différenciées et souvent même dans les cellules de tissus adultes, au sein de vacuoles nombreuses, très petites et mitochondriiformes dans lesquelles ils se trouvent à l'état de solution très concentrée. C'est ce qu'on observe dans l'épicarpe de certains fruits noirs ou violâtres (aubergine, raisin, prune). Bien que nous n'ayons pas suivi les divers stades de la formation des pigments dans ces fruits, il nous paraît probable que ces vacuoles résultent de la fragmentation de grosses vacuoles renfermant de petites quantités de pigment. A la fin du développement, il se produirait une active élaboration du pigment s'édifiant de toutes pièces et celle-ci provoquerait la fragmentation de la vacuole en petites vacuoles mitochondriiformes. Il y aurait ainsi une réversibilité de forme du système vacuolaire qui reprendrait sa forme fragmentée, comme cela paraît se produire dans les cellules qui sont le siège d'une active sécrétion, d'après les travaux récents d'un certain nombre d'auteurs (QUINTANILHA, DUFRÉNOY, HOMÈS, MANGENOT, Mlle PY, THOMAS). Ceci encore serait en accord avec les faits constatés par R. COMBES qui a montré que, dans les feuilles d'*Ampe-*

*lopsis hederacea*, au cours du rougissement automnal, non seulement les composés oxyflavoniques accumulés en été se transforment en anthocyanols, mais qu'il y a, en même temps, une active élaboration de toutes pièces d'anthocyanols. Cette hypothèse s'appuie sur le fait que nous avons constaté que, dans les veinules brunes de l'épiderme des sépales d'*Iris germanica*, le pigment apparaît d'abord à l'état de solution très diluée dans des cellules déjà pourvues d'une seule et grosse vacuole, puis que celle-ci se fragmente ensuite en petites vacuoles, nombreuses et filamentées, dans lesquelles le pigment continue à se former, mais d'une manière plus active, et qui se fusionnent dans la fleur adulte pour constituer de nouveau une seule grosse vacuole.

En dehors des cas assez rares où ils paraissent s'édifier de toutes pièces dans des vacuoles mitochondriformes, les pigments anthocyaniques sont toujours précédés de la production, dans les vacuoles, de composés oxyflavoniques (oxyflavones ou oxyflavonols) qui se trouvent à l'état de vraies solutions dans le suc vacuolaire. Dans un grand nombre de cas, ces composés naissent dans des vacuoles totalement dépourvues de tanins. Ils sont parfois contenus en solution trop diluée dans le suc vacuolaire pour qu'il soit facile de les mettre en évidence au moyen des réactifs microchimiques. Néanmoins, dans la plupart des cas, ils peuvent être caractérisés d'une manière plus ou moins nette par les réactions que nous avons indiquées précédemment. Les vacuoles qui les renferment prennent généralement avec l'acide osmique une teinte grise, le plus souvent extrêmement faible ; le réactif de COURTONNE détermine, dans ces vacuoles, la formation de précipités jaunes ; le ferricyanure de potassium leur communique parfois une teinte très faiblement brun rose, le chloromolybdate d'ammonium, l'acéto-tungstate de sodium et l'acétate de cuivre une teinte jaune très pâle, et l'acétate d'uranium une teinte légèrement brune. Le bichromate de potassium et l'acide chromique déterminent rarement un brunissement notable, mais l'un des réactifs les plus sensibles est le perchlorure de fer qui donne à ces vacuoles une teinte brune plus ou moins accentuée, mais en général, très nette. Les alcalis d'autre part, provoquent toujours aussi une coloration jaune très accentuée de ces vacuoles. Enfin, dans beaucoup de cas, on peut obtenir, par les vapeurs de HCl, la formation de cristaux

seul gros corps sphérique. Dans les cellules qui forment des pigments anthocyaniques, nous avons vu que ce corps prend une couleur plus accentuée que le suc vacuolaire, puis que, dans les cellules adultes, il finit par se résoudre en un amas de petits grains qui se dissolvent peu à peu dans la vacuole.

Des corps de même aspect et de même nature se retrouvent dans la plupart des cellules de la partie basale de la face ventrale de l'épiderme des feuilles où ils ont été observés par GICKLHORN. Ils existent généralement au nombre de un seul par cellule et apparaissent de très bonne heure dans les feuilles les plus jeunes sous forme d'un petit grain qui s'accroît peu à peu ou de plusieurs petits grains qui se fusionnent en un seul, puis grossissent pour former un gros corps unique par cellule. Leur formation est toujours précédée de celle d'un composé oxyflavonique, dans les vacuoles qui les renferment, et qui présente les caractères microchimiques que nous avons indiqués précédemment, mais dont il nous a été impossible d'obtenir la cristallisation par les vapeurs de HCl. Comme dans les fleurs, ce corps sphérique présente lui-même les caractères microchimiques des composés phénoliques et, entre autres, des composés oxyflavoniques, parfois même, il offre une teinte jaune pâle très nette.

Dans certaines variétés (*simile* et *speciosa*), des formations semblables se rencontrent dans toutes les cellules épidermiques des deux faces de la partie basale des feuilles sous forme d'un corps unique par cellule et toujours beaucoup plus gros que le noyau. Sur la face supérieure de l'épiderme, un peu au-dessus de la base de la feuille, on voit se former un pigment anthocyanique rouge et l'on constate que, lorsque celui-ci apparaît dans le suc vacuolaire, le corps sphérique prend une couleur plus accentuée que celle de la vacuole ; parfois, dans des cellules contenant peu de pigment, il apparaît même seul coloré dans le suc vacuolaire qui semble incolore. Dans certaines cellules isolées au milieu des autres, il ne se forme pas de pigment rouge, mais une accumulation de composés oxyflavoniques et le corps sphérique prend une couleur jaune très accentuée. Dans les régions de la feuille situées un peu plus haut, ce corps se résoud en une poussière de minuscules grains agglomérés en une masse d'aspect tout à fait analogue à celle du corps granuleux des Œillets, puis les grains qui constituent

cet amas finissent par se dissoudre lentement et l'on voit souvent se former à leur place des cristaux qui paraissent se rapporter à de l'oxalate de calcium. Les deux variétés *simile* et *speciosa* constituent donc un exemple schématique où l'on peut suivre la transformation des composés oxyflavoniques en pigments anthocyaniques en observant l'épiderme de la partie inférieure de la feuille jusqu'à l'endroit où commence la pigmentation. Les mêmes phénomènes s'observent d'ailleurs aussi nettement dans les fleurs d'*Iris germanica*.

Nous avons étudié, d'une manière précise, les caractères physiques et microchimiques du corps dont nous venons de parler. Celui-ci semble constitué par une substance semi-fluide, susceptible, dans certaines conditions, de subir un gonflement considérable, en se vacuolisant, et de se transformer en réseau occupant la majeure partie de la vacuole ou de se décomposer en zones concentriques alternativement denses et hyalines, ou même d'affecter des aspects myéliniformes. Dans certains cas, au contraire, il peut prendre une consistance se rapprochant de l'état solide. Il possède un fort pouvoir d'accumulation pour les colorants vitaux. Bien que rapidement soluble dans l'alcool, l'éther et le chloroforme, il ne montre aucune des réactions des lipides et ne semble pas d'autre part, pouvoir être rapporté à une substance protéique. Il est extrêmement soluble dans le formol, l'acétone, l'hydrate de chloral et les alcalis, même si ces derniers sont en solution très diluée, et plus résistant vis-à vis des acides.

Il présente toutes les réactions des composés phénoliques, mais à un degré très faible et ne peut être conservé, sur coupe à la paraffine, que par le liquide de REGAUD qui permet ensuite de le colorer en noir intense par l'hématoxyline ferrique. Ses réactions de composé phénolique sont trop faibles pour permettre de le considérer comme un corps tanique et certaines le distinguent des tanins et le rapprochent des composés oxyflavoniques ; d'ailleurs, les alcaloïdes ne donnent aucune précipitation dans la vacuole qui le contient, alors que d'autres réactifs peuvent, par plasmolyse, amener la production de corpuscules qui paraissent de même nature. Enfin, l'extraction du composé phénolique des feuilles d'*Iris germanica* ne nous a pas permis de mettre en évidence macrochimiquement la présence d'un tanin, mais d'un composé phénolique

à réactions très accentuées, ne précipitant ni par les alcaloïdes, ni par le bichromate de potassium, prenant une teinte jaune par le réactif de COURTONNE : ce composé phénolique présente donc les caractères d'un composé oxyflavonique.

Le corps sphérique des Iris est donc constitué par une substance colloïdale qui ne semble pas être un tanin et qu'il est impossible d'attribuer à un composé oxyflavonique à l'état amorphe vu sa solubilité dans l'éther mais dont la nature n'a pu être précisée. Sa constitution paraît assez complexe : car, en se dissolvant, ce corps donne lieu, comme on l'a vu, à la production de petits grains réunis en amas, entremêlés parfois à des cristaux. Or, les grains qui résultent de la transformation de ce corps se montrent beaucoup plus résistants vis à vis des solvants de ce dernier et ne présentent plus les caractères d'un composé phénolique. L'amas granuleux ainsi formé par désintégration du corps sphérique offre alors une grande analogie, aussi bien par son aspect que par ses caractères microchimiques, avec le corps granuleux des Œillets. En outre, certains aspects du corps sphérique pendant sa dissolution donnent l'impression que celui-ci serait constitué par une gouttelette semi-fluide d'une substance colloïdale unie par adsorption ou combinaison à un composé oxyflavonique, entouré d'une mince pellicule externe n'ayant pas les caractères des composés phénoliques et résultant de la condensation autour de la gouttelette semi-fluide d'une substance de nature différente et de plus grande consistance. Ce corps offre, par ses propriétés de se gonfler considérablement, des ressemblances avec les substances mucilagineuses. Comme les mucilages, il se colore électivement par le rouge neutre (méthode de LUTZ), le bleu coton, le bleu de méthylène et l'hématoxyline de DELAFIELD. Il est cependant difficile d'admettre qu'il soit formé d'un complexe mucilage-composé oxyflavonique étant donné sa solubilité dans l'éther et le chloroforme. Ce corps paraît analogue à celui qui a été décrit dans l'épiderme des feuilles de Broméliacées sous le nom de gouttelette de composés phénoliques (*Gerbstoffähnlichen Tröpfchen*).

Dans d'autres cas, surtout dans l'épiderme des feuilles et des tiges et dans certaines fleurs (Rose, Pelargonium), les composés oxyflavoniques coexistent dans les vacuoles destinées à former les pigments anthocyaniques avec une proportion plus ou moins

grande de tanin. Ces tanins apparaissent, dans les cellules méristématiques, dès les premiers stades de l'évolution du système vacuolaire, dans de petites vacuoles mitochondriformes. Ils confèrent à ces vacuoles une grande réfringence qui permet de les distinguer facilement sur le vivant sans qu'il soit nécessaire de les colorer vitalement. Les composés oxyflavoniques semblent se former dans ces vacuoles en même temps que les tanins. Si l'on colore vitalement ces vacuoles mitochondriformes, on constate que celles-ci prennent une teinte homogène et intense sans production de précipités. L'acide osmique conserve parfaitement ces vacuoles et les noircit fortement sans provoquer de précipitation de leur contenu. Le bichromate de potassium les colore en jaune ocre également sans amener de précipitation. Les alcaloïdes ne donnent lieu qu'à la longue à une sorte de prise en masse du contenu de ces vacuoles. Le tanin semble donc constituer dans ces vacuoles un hydrogel à un très haut degré de condensation et presque solide, qui ne précipite pas par les réactifs provoquant ordinairement la précipitation des tanins, ou qui se prend en masse.

\* Le réactif de COURTONNE donne à ces vacuoles une teinte jaune foncé qui indique la présence de composés oxyflavoniques que d'ailleurs démontre la production de nombreux cristaux de composés flavoniques que l'on obtient par les vapeurs de HCl. Il semble que les composés oxyflavoniques constituent, dans ces vacuoles, un complexe tanin-composé oxyflavonique à l'état d'hydrogel très condensé.

C'est dans ce même état que se trouvent fréquemment les pigments anthocyaniques, quand ils apparaissent directement, dans les premiers stades du développement du système vacuolaire, et qu'ils se forment de toutes pièces en même temps que les tanins.

Les vacuoles conservent la même apparence lorsqu'elles se gonflent et confluent pour constituer une seule grosse vacuole et cette dernière reste elle-même dans le même état tant que les cellules n'ont pas achevé leur différenciation. Celle-ci est cependant plus fluide, car les réactifs qui précipitent les tanins peuvent déterminer, dans cette vacuole, l'apparition de gros précipités, mais dans certaines cellules seulement et après un contact prolongé. Ce n'est que dans les cellules complètement différencierées que la vacuole s'hydrate et que le tanin forme, dans celle-ci, une solution

colloïdale plus diluée qu'on peut considérer comme un hydrosol : cette vacuole présente alors les caractères microchimiques que nous avons décrits antérieurement et donne lieu à une abondante précipitation par les réactifs précipitants des tanins.

Après fixation par la méthode de REGAUD, les jeunes vacuoles mitochondriformes qui renferment les complexes tanins-composés oxyflavoniques ou tanins-anthocyanols se conservent et apparaissent teints en jaune ocre ; après fixation par la méthode de MEVES, elles sont également conservées et colorées en noir par l'acide osmique Enfin, lorsque le tanin est insoluble dans le formol, les pigments anthocyaniques sont adsorbés par le tanin et le complexe tanin-anthocyanols devient insoluble lui-même dans l'alcool, en sorte que, dans les coupes à la paraffine fixées par le formol, les vacuoles mitochondriformes sont souvent conservées et colorées en rouge et les précipités de tanins des grosses vacuoles dérivant de leur gonflement et de leur confluence apparaissent également colorées par le pigment.

Comme on le voit, dans certaines cellules, les tanins apparaissent conjointement avec les composés oxyflavoniques dans les vacuoles destinées à former les pigments anthocyaniques : et c'est la coexistence de ces deux composés phénoliques dont certaines réactions sont communes qui a amené les cytologistes à confondre les tanins avec les composés oxyflavoniques et anthocyaniques.

Mais, comme nous l'avons vu, il y a des cas plus nombreux encore où les vacuoles dans lesquelles vont apparaître les pigments anthocyaniques sont totalement dépourvues de tanins et ne renferment que des composés oxyflavoniques. C'est pourquoi il est inexact de prétendre, comme l'a fait P. DANGEARD, que les pigments anthocyaniques sont toujours précédés, dans les vacuoles, de la production de tanins et que les premiers résultent des seconds. En réalité, les tanins ne donnent aucun signe manifeste d'une participation quelconque à l'édification des composés oxyflavoniques et anthocyaniques. Dans de très nombreux cas, les composés oxyflavoniques prennent naissance dans des vacuoles dépourvues de tanins et, quand ils coexistent dans les vacuoles avec des tanins, les composés oxyflavoniques se forment en même temps que les

tanins qui persistent, sans diminuer de quantité, lorsque les pigments anthocyaniques apparaissent.

Tous les faits cytologiques observés semblent donc indiquer que les pigments anthocyaniques dérivent des composés oxyflavoniques, comme l'avait déjà remarqué MASCré, dans ses observations cytologiques sur les fleurs d'*Anagallis arvensis*. Il y a des cas très nets comme celui des fleurs de *Dianthus Caryophyllus*, de *Primula obconica* et de *Matthiola annua* où les pigments anthocyaniques se forment très tardivement et où l'on peut caractériser d'une manière extrêmement précise, dans les stades qui précèdent l'apparition de ces pigments, la présence de composés oxyflavoniques que l'on ne retrouve plus dans les fleurs pigmentées. Il est curieux, d'autre part, de constater que, dans certaines fleurs blanches ou jaunes ou dans certaines feuilles, qui normalement ne renferment que des composés oxyflavoniques (Tulipe blanche et jaune, feuilles d'Iris), on peut trouver accidentellement des cellules renfermant de l'anthocyane et que, inversement, dans certaines feuilles toutes entières rouges, on rencontre parfois quelques cellules isolées à pigment jaune (composé oxyflavonique). Il semble donc qu'une légère modification dans le métabolisme cellulaire peut amener la production accidentelle d'un pigment anthocyanique dans des cellules qui n'en forment pas normalement ou inversement empêcher la production d'anthocyane dans des cellules dans lesquelles la formation du pigment est la règle. Nos observations cytologiques semblent donc confirmer les résultats des recherches biochimiques de R. COMBES qui sont d'ailleurs en conformité avec ceux de WILLSTÄTTER et de son école.

Il convient toutefois de remarquer que si, dans certains cas (Roses rouges, fleurs de *Dianthus Caryophyllus*, de *Matthiola annua*), les composés oxyflavoniques semblent disparaître complètement, au moment de la pigmentation, et être remplacés par de l'anthocyane, il en est d'autres assez fréquents dans lesquels les composés oxyflavoniques persistent en partie lorsque les pigments anthocyaniques apparaissent. Telles sont les fleurs de Tulipe, *Ranunculus asiaticus*, *Tropaeolum majus*, *Lathyrus odoratus*, (var. roses) dans lesquelles la méthode de KLEIN permet d'obtenir, dans l'épiderme des pétales de la fleur adulte et pigmentée, un mélange de cristaux rouges de chlorure d'anthocyanol et de cristaux jaunes de

chlorhydrate de flavone. Ces deux catégories de cristaux se rencontrent dans toutes les parties de l'épiderme : il semble donc que le pigment anthocyanique et le composé flavonique se trouvent localisés dans les mêmes cellules. Aussi est-on obligé d'admettre que, dans un assez grand nombre de cas, les composés oxyflavoniques ne sont pas entièrement transformés en anthocyanols au moment où ces derniers apparaissent et qu'il peut en subsister une notable quantité dans les vacuoles qui renferment l'anthocyanol (1). Dans certaines fleurs, comme celle de *Ranunculus asiaticus*, on constate cependant que les cristaux de composés flavoniques obtenus par la méthode de KLEIN deviennent de plus en plus rares, à mesure que la fleur vieillit.

(1) L'application de la méthode de KLEIN, au cours de cet été, à un assez grand nombre de fleurs, de fruits ou d'autres organes pourvus d'anthocyane, nous a permis de constater que la cristallisation de ce pigment sous forme de chlorures par les vapeurs de HCl est en réalité assez peu fréquente. Nous l'avons obtenu dans les pétales de *Caccinea glauca*, *Cynoglossum cheirifolium*, *Crataegus Oxyacantha* et *Cercis Siliquastrum*; par contre, la méthode de KLEIN s'est montrée négative partout ailleurs : pétiole de Glaïeul, *Clivia nobilis*, *Orchis maculata*, *Tradescantia virginica*, *Iris germanica*, pétales de *Papaver orientale*, *Papaver bracteatum*, *Wistaria sinensis*, *Anemone coronaria*, Lilas, Myosotis, Campanules, Digitale, Muflier, Delphinium, Hortensia, spathe d'Anthurium, tubercule de Radis, Cerise.

Dans *Caccinea glauca*, *Cynoglossum cheirifolium* et *Crataegus Oxyacantha*, nous n'avons obtenu, dans les pétales des fleurs adultes, qu'un très grand nombre de sphérocristaux de chlorure d'anthocyane, mais pas de cristaux de chlorhydrate de flavone. L'étude d'un grand nombre de variétés de *Lathyrus odoratus*, à fleurs de nuances très diverses, nous a montré que les fleurs à pigments rouges ou violet foncé ne donnent généralement que des sphérocristaux de chlorure d'anthocyane, tandis que, au contraire, les fleurs à pigments roses ou violet pâle produisent à la fois des sphérocristaux de chlorure d'anthocyane et des cristaux (sphérocristaux ou aiguilles) de chlorhydrate de flavone localisés dans les mêmes régions des pétales et qui paraissent indiquer que l'anthocyane coexiste dans les vacuoles avec des composés flavoniques. Ces cristaux de chlorhydrate de flavone peuvent être même très nombreux et, dans certaines variétés à pigments anthocyaniques très pâles, ils sont seuls représentés. Il semblerait donc que dans les fleurs à pigments foncés, tous les composés flavoniques se transforment en anthocyane, tandis que, dans les fleurs à pigments pâles, une partie de ces composés subsistent en même temps que l'anthocyane, en sorte que, dans les fleurs adultes, il existe, dans les mêmes cellules, un mélange d'anthocyane et de composés flavoniques.

## CONCLUSIONS

---

Nos recherches nous permettent de formuler les conclusions suivantes :

1<sup>o</sup> Les pigments anthocyaniques se rencontrent très fréquemment à l'état de solution dans des vacuoles dépourvues de tanin ; dans quelques cas, ces vacuoles peuvent contenir des corpuscules colloïdaux dont la nature n'a pu être déterminée et qui sont capables d'adsorber une partie du pigment ou peut-être même de se combiner avec lui. Dans de nombreux cas aussi, les pigments anthocyaniques peuvent coexister dans les vacuoles avec une plus ou moins forte quantité de tanin ; lorsque le tanin est très abondant, il semble qu'il puisse se former des complexes tanin-anthocyane. Qu'il se trouve dans des vacuoles renfermant ou non des tanins ou d'autres substances colloïdales, le pigment peut cristalliser partiellement ou totalement et se présenter sous forme de sphérocristaux ou d'aiguilles réunies en amas. Enfin, dans beaucoup de cellules à anthocyane, on rencontre, côté à côté, dans la même cellule, deux catégories distinctes de vacuoles dont les unes renferment le pigment et dont les autres en sont dépourvues ; parfois même, les deux catégories de vacuoles peuvent renfermer l'une et l'autre un pigment anthocyanique de couleur différente.

2<sup>o</sup> Les composés oxyflavoniques que l'on rencontre dans les épidermes de fleurs jaunes ou blanches et de beaucoup d'organes végétatifs peuvent également se trouver à l'état de solution dans des vacuoles dépourvues de tanins, contenant, dans certains cas, des corpuscules colloïdaux capables de les adsorber ou peut-être de se combiner avec eux, ou bien dans des vacuoles renfermant une plus ou moins grande quantité de tanin.

3<sup>o</sup> Les composés oxyflavoniques apparaissent généralement dans les cellules méristématiques au début de l'évolution du système vacuolaire.

4<sup>o</sup> Les pigments anthocyaniques peuvent, dans certains cas, s'édifier de toutes pièces dans les cellules méristématiques, dès le début de l'évolution du système vacuolaire ; plus fréquemment, ils apparaissent à un stade ultérieur de l'évolution de ce système et, souvent même, seulement dans la grosse vacuole des cellules complètement différenciées. En ce dernier cas, ils sont toujours précédés de la production de composés oxyflavoniques qui prennent naissance dans les premières phases de l'évolution du système vacuolaire. Dans certains cas, on constate que les pigments anthocyaniques paraissent se substituer à ceux-ci qui disparaissent au moment de leur apparition. Mais parfois aussi, une plus ou moins grande quantité de composés oxyflavoniques peuvent subsister après la formation des pigments anthocyaniques.

5<sup>o</sup> Les tanins, lorsqu'ils coexistent avec les composés oxyflavoniques ou les pigments anthocyaniques, apparaissent dans les cellules méristématiques, dès le début de l'évolution du système vacuolaire : ils paraissent se former en même temps que les composés oxyflavoniques ou que les pigments anthocyaniques dans le cas où ces derniers naissent de toutes pièces. Ils persistent ensuite sans aucune diminution appréciable, même dans la grosse vacuole des cellules adultes, avec les composés oxyflavoniques ou les pigments anthocyaniques : ils ne semblent donc jouer aucun rôle dans la genèse de ceux-ci.

---

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

- BAILEY (I. W.). — The cambium and its derivative tissues. A reconnaissance of the vacuome in living cell. *Zeitsch. f. Zellforschung u. mik. Anal.* T. 10, 1930.
- BAILEY (I. W.) et ZIRKLE (C.). — The cambium and its derivative tissues. The effects of Hydrogen ions concentration in vital staining. *The Journ. of gen. Physiology.* T. 14, 1931.
- BOUYER (L.). — Recherches histochimiques sur la formation du tanin et de la flavone chez le Sarrazin. *Diplôme d'études supérieures, Sorbonne*, 1929.
- CHAZE (J.). — Sur la présence de pigments anthocyaniques ou de composés oxyflavoniques dans les grains d'aleurone de certaines Graminées. *C. R. Ac. Sciences* T. 196, 1933.
- CLARK (E.). — Notes on the chemical nature of the «tanin masses» in fruit of the persimmon. *Biolog. Bull.* T. 2, 1913.
- COMBES (R.). — Recherches microchimiques sur les pigments anthocyaniques. *Assoc. franc. avanc. Sciences. Dijon.*, 1911.
- Production expérimentale d'une anthocyane identique à celle qui se forme dans les feuilles rouges en automne en partant d'un composé extrait des feuilles vertes. *C. R. Ac. Sc.* 1913.
- Passage d'un pigment anthocyanique extrait des feuilles d'automne en pigment jaune contenu dans les feuilles vertes de la même plante. *C. R. Ac. Sc.* 1913.
- Sur la présence dans les feuilles et les fleurs ne formant pas d'anthocyane de pigments jaunes pouvant être transformés en anthocyane. *C. R. Ac. Sc.* 1913.
- Pigmentation végétale et pigmentation animale. A. Legrand, éd. Paris, 1928.
- DANGEARD (P. A.). — Nouvelles recherches sur le système vacuolaire. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 1916.
- DANGEARD (Pierre). — Étude de biologie cellulaire : évolution du système vacuolaire chez les végétaux. *Le Botaniste*, 1923.
- Sur l'origine des vacuoles et de l'anthocyane dans les feuilles de Rosier. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1923.
- EMBERGER (L.). — Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. *Rev. gén. bot.* T. 39, 1927.
- GICKLHORN. — Beobachtung über die vitale Farbstoffspeicherung. *Bot. Centralbl.* 1929.
- Beobachtung zur Frage über Form, Lage und Entstehung des Golgi Binnen apparato. *Protoplasma*, 1929.

GRAFE (V.). — Studien über das Anthocyan. *Sitz. der Kais. Ak. der Wissensch. Wien.* 1906-1909.

GUILLIERMOND (A.). — Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. *C. R. Ac. Sc.* T. 157, 1913.

Recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques. *Rev. gén. bot.* T. 25 bis, 1914.

Quelques observations cytologiques sur le mode de formation des pigments anthocyaniques dans les fleurs. *C. R. Ac. Sc.* 1915.

Sur l'origine des pigments anthocyaniques. *C. R. Ac. Sc.* 1915.

Observations vitales sur le chondriome des Végétaux. *Revue gén. bot.* T. 37, 1919.

Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les Végétaux. *Arch. Biol.* T. 31, 1921.

A propos de l'origine de l'anthocyane. *C. R. Soc. Biol.* T. 85, 1921.

Nouvelles recherches sur le mode de formation cytologique et les caractères microchimiques des pigments anthocyaniques. *C. R. Ac. Sc.* T. 193, 1931.

Sur le mode de formation cytologique des pigments anthocyaniques dans les fleurs d'*Iris germanica*. *C. R. Ac. Sc.* T. 193, 1931.

Sur l'existence fréquente de vacuoles spécialisées dans les végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, T. 193, 1931.

Production de cristaux de chlorures d'anthocyane par la méthode de KLEIN et coexistence fréquente d'anthocyane et de composés flavoniques dans les cellules épidermiques de certaines fleurs. *C. R. Soc. Biol.* T. CXIII. 1933.

GUILLIERMOND (A.) et GAUTHERET (R.). — Caractères microchimiques des composés oxyflavoniques : leur caractérisation dans les vacuoles. *C. R. Ac. Sc.* 1933.

Nouvelles recherches sur les caractères microchimiques des composés oxyflavoniques. *C. R. Soc. Biol.* 1933.

HOMES (M.). — Modifications cytologiques au cours du fonctionnement des organes sécrétateurs chez *Drosera*. Bruxelles. Lamertin, éd., 1931.

HUREL-PY (Mme G.). — Sur un procédé permettant d'obtenir la cristallisation des composés oxyflavoniques dans les vacuoles. *C. R. Soc. Biol.* T. CXII, 1933.

Sur certains caractères de coloration des tannins dans la vacuole et sur l'existence supposée de complexes tannins mucilages. *C. R. Soc. Biol.* T. CXI., 1933.

IONESCO (St.). — Sur la présence des tanins chez les fleurs. *Ann. Sc. nat. Bot.* T. XIII, 1931.

KLEIN (G.). — Studien über das Anthochlor. *Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien.* T. CXXIX, 1920.

Der histochimische Nachweis der Flavone. *Sitz. d. Akad. d. Wiss. in Wien*, 1922.

KLEIN (G.) et WERNER. — Ein Beitrag zur Physiologie und Verbreitung der Flavone. *Zt. f. physiol. Chem.* T. CXLIII, 1925.

- LIPPMAA. — Anthocyanophore der *Erythræa*. Arten. *Beih. z. Bot. Centr.* 1926.
- LLYOD (F.E.). — The tanin colloïd complexes in the fruit of the persimmon. *Diospyros*. *Bioch. Bull.* 1910.  
The mode occurrence of tanin in the living cell. *Journ. Amer. Leather. Chem. An.* 1922.
- LÖWSCHIN. — Zur Frage über die Bildung der Anthocyan in Blättern der Rosa. *Ber. d. Bot. Ges.* 1914.
- LUTZ. — Contribution à l'étude chimique et botanique des gommes. Thèse Pharmacie. Paris, 1895.
- MANGENOT (G.). — Sur la présence de vacuoles spécialisées dans les cellules de certains végétaux. *C. R. Soc. Biol.* T. 97, 1927.
- MASCRÉ (M.). — Les cellules à anthocyane des pétales d'*Anagallis*. *Bull. Soc. bot. Fr.* 1923.
- MEYER (Arthur). — Die Allinante. Zugleich ein Antwort aus die Darstellung von Guilliermond. *Ber. d. d. Bot. Bes.* 1916.
- MICHEL-DURAND. — Recherches physiologiques sur les composés tanniques. *Rev. g. bot.* T. 40, 1928 et T. 41, 1929.
- MILOVIDOV (P.). — Einfluss der Zentrifugierung auf das Vakuom. *Protoplasma*. 1930.
- MIRANDE (M.). — Observations sur le vivant de la formation de l'anthocyane. *C. R. Ac. Sc.* 1919.  
Sur des organites élaborateurs particuliers (stérinoplastes) de l'épiderme des écailles de Lis blanc. *C. R. Ac. Sc.* 1923.  
Sur la nature lipoprotéique des stérinoplastes du Lis blanc. *C. R. Ac. Sc.* 1921.  
Sur la nature de la sécrétion des stérinoplastes du Lis blanc. *C. R. Ac. Sc.* 1923.  
Sur les propriétés physiques des stérinoplastes et de la liostérine du Lis blanc. *C. R. Ac. Sc.* 1923.
- MOLISCH. — Über amorphes und kristallisiertes Anthocyan. *Bot. Zeitung.*, 1905.  
Mikrochemie der Pflanzen. Iéna, 1921.
- MOREAU (F.). — Sur l'origine de l'anthocyane dans les divers organes des Végétaux. *C. R. Soc. Biol.* 1914.  
L'origine et la transformation des produits anthocyaniques. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1914.
- PENSA (A.). — Condriosomi e pigmento antocianico nelle cellule vegetali. *Anat. Anz.* T. 45, 1913.  
Ancora a proposito di condriosomi e pigmento antocianico nelle cellule vegetali. *Anat. Anz.* T. 46, 1914.  
Fatti e considerazioni a proposito di alcune formazioni endocellulare dei vegetali. *Mem. d. R. Ist. Lombardo. d. Sc. e. Lett.* 1917.
- PFEFFER (W.). — Über Aufnahmen von Anilinfarben in lebenden Zellen. *Bot. Zeitch.* 1886.
- POLITIS (I.). — Sugli elaioplasti nelle Mono e Dicotiledone. *Att. r. Acc. Lincei. Roma*, 1910.  
Sopre speciali corpi cellulari che formano antocianine. *Atti Istituto Botanica R. Universita di Pavia.* T. 14, 1914.

- Sur les corpuscules bruns de la brunissure de la Vigne.  
*C. R. Ac. Sc.* 1921.
- Sur l'origine mitochondriale des pigments anthocyaniques dans les fleurs et les fruits. *C. R. Ac. Sc.* 1923.
- Py (Mlle G.). — Recherches sur l'assise nourricière des microspores et en particulier sur le comportement des constituants morphologiques du cytoplasme. *Rev. gén. bot.* 1932.
- Rouge (E.). — Sur les flavones et leur rôle dans la cellule végétale. *Bull. Soc. bot.* Genève, 1921.
- Rosé (E.). — Études des échanges gazeux et de la variation des sucres au cours de la formation des pigments dans les fleurs de Cobœa. *Rev. gén. bot.* T. XXVI, 1912.
- Thomas (R.). — Recherches cytologiques sur le tapis staminal et sur les éléments polliniques des Angiospermes. Thèse doctorat Pharmacie, Paris, 1931.
- SPIESS (K.). — Über die Farbstoffe des Aleuron. *Osterr. bot. Ztsch.* 1904.
- WALLIN (G. S.). — Über gerbstoffähnliche Tröpfchen in Zellsaft der Bromeliaceenblätter. *Bot. Zeitung.* T. LXXV, 1898.
- WEIGERT (L.). — Beiträge zur Chemie der roten Pflanzenfarbstoffe. *Jahresb. d. ön. u pomol. Lehranstalt z. Klosterneuburg,* 1894-1895.
- WILLSTÄTTER. — Untersuchungen über Anthocyan. *Lieb. Annalen der Chemie.* 1913, 1915 et 1917.
- ZIMMERMANN (A.). — Die botanische Mikrotechnik. Tübingen, 1892.

## EXPLICATION DES PLANCHES

### PLANCHE I

- Fig. 1 et 2. — *Delphinium*, var. horticole à fleur bleu pâle. Cellule épidermique d'un sépale : la vacuole à suc incolore renferme des cristaux allongés et flexueux de pigment bleu pâle, enchevêtrés les uns dans les autres (*in vivo*).
- Fig. 3. — *Delphinium Ajacis*. Cellules épidermiques d'un sépale : la vacuole à suc bleu violacé montre des cristaux de pigment disposés en paquets ou groupés autour d'un axe (*in vivo*).
- Fig. 4. — *Delphinium* (var. horticole à fleur bleu foncé). Cellules épidermiques d'un sépale. La vacuole teinte en bleu violacé montre des cristaux allongés et flexueux de pigment bleu foncé qui s'enchevêtrent les uns dans les autres (*in vivo*).
- Fig. 5. — *Verbena hybrida* (variété à fleur rouge vermillon). Cellules épidermiques d'un pétales. On aperçoit, dans la vacuole teinte en rouge, un gros sphérocristal de pigment rouge sombre (*in vivo*).
- Fig. 6. — *Dianthus Caryophyllus* (variété horticole à fleur rouge grenat). Cellule épidermique de la lame d'un pétales. On aperçoit, dans le cytoplasme, une masse granuleuse, très réfringente et incolore qui correspond à un oléocorps et dans la vacuole à suc rouge sombre, un corps d'aspect granuleux, rappelant l'oléocorps, mais plus gros, qui est coloré d'un rouge plus sombre que le suc vacuolaire (*in vivo*).
- Fig. 7. — *Dianthus Caryophyllus* (variété à fleur rouge grenat). Cellule épidermique d'une région incolore de l'onglet d'un pétales fixée par le formol et colorée par l'hématoxyline de DELAFIELD : le corps granuleux de la vacuole s'est coloré d'une manière élective par l'hématoxyline.
- Fig. 8. — *Dianthus Caryophyllus* (variété à fleur mauve). Cellules épidermiques de la région supérieure d'un pétales. Tout le pigment s'est cristallisé dans la vacuole sous forme de cristaux aciculaires groupés autour d'un axe ou de gros sphérocristaux. Les cristaux sont inclus dans le corps granuleux et entourés d'une zone périphérique formée de petits grains réfringents (*in vivo*).
- Fig. 9. — *Dianthus Caryophyllus* (variété à fleur mauve). Cellules épidermiques d'un très jeune pétales avant l'ouverture de la fleur et avant le début de la pigmentation : les cellules montrent déjà leur corps granuleux (*in vivo*).
- Fig. 10 et 11. — *Dianthus Caryophyllus* (variété à fleur rouge grenat). Cellules épidermiques de la région d'un pétales voisin de l'onglet. Le suc vacuolaire renferme un pigment très pâle et le corps granuleux apparaît beaucoup plus fortement coloré (*in vivo*).

### PLANCHE II

- Fig. 1. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques de la région d'un sépale occupée par une veinule brune, dans une fleur jeune encore fermée, mais déjà pigmentée : un pigment rouge vineux se forme dans des vacuoles filamentées plus ou moins anastomosées en réseau (*in vivo*).

Fig. 2 et 3. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques de la région d'un sépale occupée par une veinule brune, à un stade légèrement plus avancé : on voit apparaître, dans les vacuoles encore filamenteuses, un certain nombre de corps sphériques, de taille diverse, et d'une couleur brune beaucoup plus intense que le suc vacuolaire (*in vivo*).

Fig. 4. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques de la même région, mais à un stade plus avancé : les vacuoles filamenteuses sont déjà fusionnées en petites vacuoles dont certaines renferment de gros corps à pigment plus foncé (*in vivo*).

Fig. 5. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques de la même région dans une fleur plus âgée, sur le point de s'ouvrir ; les vacuoles se sont fusionnées en une unique et très grosse vacuole renfermant des gros corps plus fortement colorés que le suc vacuolaire (*in vivo*).

Fig. 6. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques de la même région dans une fleur ouverte : les gros corps sphériques à pigment brun foncé sont en voie de dissolution dans la vacuole : ils se morcellent et se transforment en une poussière de minuscules grains (*in vivo*).

Fig. 7 à 10. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques de stigmates, à divers stades de leur développement, dans des fleurs très jeunes, encore fermées et dans lesquelles le pigment n'est pas encore formé ; on aperçoit, dans les cellules les plus jeunes, un petit corps sphérique réfringent, situé dans la vacuole ; celui-ci grossit à mesure que la cellule s'accroît (*in vivo*).

Fig. 11. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques de la région périphérique d'un stigmate déjà pigmenté : la vacuole renferme un suc à peine coloré et, en son sein, on aperçoit un gros corps sphérique dont les figures 7 à 10 indiquent le développement et qui renferme un pigment foncé (*in vivo*).

Fig. 12. — *Iris germanica*. Cellule épidermique du même stigmate dans une région centrale : on aperçoit deux grosses vacuoles à pigment violet pâle dont l'une renferme un gros corps sphérique beaucoup plus fortement coloré (*in vivo*).

Fig. 13. — *Iris germanica*. Cellule de la région centrale d'un stigmate dans une fleur ouverte : on y voit une seule et énorme vacuole à pigment violet pâle qui renferme un gros corps sphérique à pigment violet foncé (*in vivo*).

### PLANCHE III

Fig. 1. — *Iris germanica*. Cellule épidermique d'un stigmate à la fin de la vie de la fleur : dans la vacuole à pigment violet, le corps sphérique de couleur plus foncé est en voie de dissolution : il s'est transformé en un corps d'aspect granuleux (*in vivo*).

Fig. 2 et 3. — *Iris germanica*. Cellules de poils de sépales, très jeunes, colorés vitalement par le rouge neutre : dans les figures 2 à 4, les vacuoles sont à l'état de petits éléments ronds, en bâtonnets ou en filaments que le rouge neutre a colorés en rouge et, dans chaque cellule, on observe, dans une de ces vacuoles, un petit corps sphérique qui préexistait avant la coloration et qui a pris, par le rouge neutre, une teinte plus accentuée que le suc vacuolaire.

Fig. 4. — *Iris germanica*. Cellules de poils de sépales à un stade plus avancé, colorés vitalement par le rouge neutre. Dans l'une des vacuoles de chaque cellule se trouve un corps sphérique auquel le rouge neutre a donné une teinte plus accentuée.

Fig. 5. — *Iris germanica*. Cellules de poils de sépales au même stade que dans la figure 4, mais ayant séjourné plus longtemps dans la solution de rouge neutre et dans laquelle le colorant a non seulement coloré d'une

manière plus intense que le suc vacuolaire le corps sphérique préexistant dans chaque cellule, mais a fait apparaître dans les vacuoles, par précipitation d'autres corps fortement colorés, de même aspect que le corps préexistant.

Fig. 6 à 8. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques d'un stigmate de fleur déjà pigmentée et sur le point de s'ouvrir, traitées par une solution de NaCl à 5 %, qui a plasmolysé les cellules. Les cellules montraient chacune une seule et très grosse vacuole à suc violet pâle renfermant un gros corps sphérique à pigment plus foncé. Sous l'action de la plasmolyse, il s'est formé, par précipitation dans la vacuole, d'autres corps semblables au corps préexistant, qui, d'abord incolores, ont très vite adsorbé le colorant.

Fig. 9 et 10. — *Iris germanica*. Poils de jeunes sépales fixés et colorés par la méthode de REGAUD : la coupe étant très épaisse, les chondriosomes ne sont pas différenciés : par contre, les vacuoles filamentueuses transformées en vacuoles rondes par le fixateur ont précipité leur contenu colloïdal sous forme de corps d'aspects particuliers, tantôt corpuscules homogènes, tantôt corpuscules gonflés et vésiculisés. Ceux-ci ayant adsorbé le composé oxyflavonique contenu dans ces vacuoles sont colorés en jaune pâle par le bichromate de potassium.

Fig. 11 et 12. — *Iris germanica*. Cellules non pigmentées d'un stigmate encore jeune, fixé et coloré par la méthode de REGAUD. On aperçoit, dans le cytoplasme, les éléments du chondriome : chondrocontes représentant les leucoplastes et grains ou bâtonnets correspondant aux chondriosomes proprement dits. La vacuole montre un fin précipité d'aspect nuageux et de couleur grisâtre et un ou plusieurs gros corps sphériques colorés en noir foncé et montrant une zone périphérique moins colorée.

Fig. 13. — Aspect d'un corps sphérique du même stigmate dans une cellule fixée et colorée par la même méthode : celui-ci se montre constitué par des zones concentriques alternativement claires et foncées.

#### PLANCHE IV

Fig. 1. — *Anagallis arvensis*. Cellule épidermique de la région supérieure d'un pétale : on y voit, dans la vacuole teinte en rouge vermillon, de petits cristaux aciculaires de pigment rouge violet (*in vivo*).

Fig. 2. — *Anagallis arvensis*. Cellule épidermique de la partie inférieure d'un pétale avec pigment rouge cerise et longs cristaux de pigment bleu disposés en paquets (*in vivo*).

Fig. 3 à 10. — *Anagallis arvensis*. Poils sécrétors de l'épiderme des pétales aux diverses phases de leur développement et montrant, dans leurs cellules, l'évolution du système vacuolaire. On voit que le pigment apparaît dès le début dans de petites vacuoles rondes qui ensuite deviennent filamentueuses. A la partie inférieure de chaque poil, se trouve la cellule épidermique dont dérive le poil : les vacuoles de cette cellule subissent la même évolution que celles du poil sécréteur et, comme celles-ci, renferment un pigment rouge cerise qui se distingue du pigment rouge vermillon des autres cellules épidermiques (*in vivo*).

Fig. 11 et 12. — *Trifolium pratense*. Cellules d'un jeune pétale dans une fleur fermée et avant la pigmentation, traitées par une solution à 2 % d'acide osmique et montrant des vacuoles en forme de petits éléments ronds ou filamentueux en voie de gonflement et de confluence : celles-ci se sont conservées dans l'acide osmique qui les a fortement noircies sans précipiter leur contenu.

Fig. 13. — *Trifolium pratense*. Cellules épidermiques d'un pétale de fleur ouverte, traitées par une solution de caféine à 0,10 % : le tanin s'est précipité sous forme de corpuscules qui ont adsorbé le pigment.

- Fig. 14 à 15. — *Rosa* (variété à fleur rouge grenat). Cellules épidermiques d'un pétale : on y voit une énorme vacuole à pigment rouge qui renferme, dans chaque cellule, un sphérocristal de pigment d'un rouge plus sombre ; dans quelques cellules, celui-ci est remplacé par des cristaux aciculaires groupés autour d'un centre. En dehors de la grosse vacuole, se trouvent, dans chaque cellule, plusieurs petites vacuoles périphériques, dépourvues de pigment et le plus souvent rondes (*in vivo*).
- Fig. 16. — *Rosa* (variété à fleur blanche). Cellules épidermiques de pétales colorées vitalement par le rouge neutre : chaque cellule renferme 1<sup>o</sup> une grosse vacuole dans laquelle le colorant a déterminé la production d'un grand nombre de corpuscules tanniques fortement colorés et a donné, au suc vacuolaire, une teinte rouge pâle, 2<sup>o</sup> une petite vacuole incolore qui ne s'est pas colorée par le rouge neutre.
- Fig. 17. — *Rosa* (variété à pigment rouge grenat). Cellules traitées par une solution de caféine à 0,10 % qui a déterminé la précipitation du tanin de la grosse vacuole, directement sous forme de corpuscules colorés par suite de l'adsorption du pigment par le tanin ; à côté se trouve une petite vacuole dépourvue à la fois de pigment et de tanin. La grosse vacuole renferme, en outre, un gros sphérocristal de pigment.
- Fig. 18. — *Rosa* (variété à pigment rouge grenat). Cellule fixée par la méthode de REGAUD et observée dans une coupe à la paraffine sans coloration : le tanin s'est précipité sous forme de corpuscules jaune brun sous l'action du bichromate. Dans l'intérieur de la vacuole se trouvent deux groupes de cristaux teints en gris jaune pâle.
- Fig. 19. — *Rosa* (variété à pigment rouge grenat). Cellule épidermique fixée par la méthode de MEVES et observée dans une coupe à la paraffine sans coloration : le tanin s'est précipité sous forme de corpuscules noirâtres : on aperçoit, dans la vacuole, un sphérocristal teint en gris pâle.
- Fig. 20. — *Pelargonium zonale* (variété à fleur rouge) : Fragment de l'épiderme du bord d'un pétale d'une très jeune fleur fermée et pas encore pigmentée, observé dans une solution d'acide osmique à 2 % : les vacuoles sont à l'état de petits grains, de bâtonnets ou de filaments dans les cellules les plus externes, puis, ont une tendance à se gonfler et à confluer dans les régions plus profondes : ces vacuoles remplies de tanin se sont conservées et ont fortement noirci par l'acide osmique sans aucune précipitation.
- Fig. 21. — *Pelargonium zonale* (variété à fleur rouge). Cellules épidermiques d'un pétale de fleur ouverte traitées par une solution de caféine à 0,10 % : on y voit une grosse vacuole renfermant le pigment et dans laquelle se trouvent de gros corpuscules rouge, résultant de la précipitation du tanin et qui ont adsorbé le pigment. En dehors de cette vacuole, on voit, sur le côté de la cellule, une petite vacuole dépourvue de pigment et de tanin.
- Fig. 22. — *Pelargonium zonale* (variété à fleur rouge). Fragment de l'épiderme d'un pétale de fleur ouverte : on y voit 1<sup>o</sup> des cellules, à pigment rouge vermillon, dépourvues de tanin et ne contenant qu'une seule grosse vacuole et d'autres cellules, possédant à la fois une grosse vacuole riche en tanins et renfermant un pigment rouge cerise et une petite vacuole dépourvue à la fois de tanin et de pigment (*in vivo*).

## PLANCHE V

- Fig. 1 et 2. — *Glycine* (*Wistaria sinensis*, variété à fleurs violettes). Fragments de l'épiderme de la région marginale d'une jeune fleur : dans les cellules les plus externes, on observe deux catégories de vacuoles, une ou plusieurs petites vacuoles centrales incolores et plusieurs petites vacuoles à pigment violet foncé tirant sur le bleu. Dans les cellules des régions moins externes,

les vacuoles incolores sont toutes fusionnées en une seule grosse vacuole qui a formé un pigment violet très pâle tirant sur le rouge (*in vivo*).

Fig. 3. — *Wistaria sinensis* (variétés à fleurs violettes). Cellules épidermiques du centre d'un jeune pétalement. On y voit une grosse vacuole centrale à pigment violet pâle tirant sur le rouge et contenant un gros corpuscule plus coloré (précipité de tanin ayant adsorbé le pigment) et plusieurs plus petites vacuoles périphériques à pigment violet foncé tirant sur le bleu (*in vivo*).

Fig. 4. — *Wistaria sinensis* (variété à fleurs violettes). Cellule épidermique d'un pétalement de fleur ouverte, traitée par une solution de caféine à 0.10%. Cette cellule renferme une grosse vacuole à pigment violet pâle tirant sur le rouge et deux vacuoles périphériques plus petites à pigments violet foncé tirant sur le bleu dont l'une renferme des cristaux aciculaires de pigment bleu foncé. La grosse vacuole centrale ne contenait primitivement qu'un seul corpuscule de tanin ; sous l'action de la caféine, il s'en est formé d'autres plus petits qui ont adsorbé l'anthocyane.

Fig. 5. — *Wistaria sinensis* (variété à fleur violette). Cellule épidermique de pétalement d'une fleur ouverte colorée vitalement par le rouge neutre : la grosse vacuole centrale a formé, sous l'action du colorant, de nombreux précipités de tanin rouge foncé, tandis que le suc vacuolaire a pris une teinte rouge pâle ; les petites vacuoles n'ont donné que de rares et minuscules précipités colloïdaux colorés en rouge foncé, tandis que leur suc vacuolaire a pris une teinte assez accentuée.

Fig. 6 à 8. — *Wistaria sinensis* (variété à fleur violette). Cellules épidermiques colorées vitalement par le bleu de crésyl et montrant les stades successifs de la coloration. La grosse vacuole renferme du tanin que le bleu de crésyl précipite d'abord sous forme de corpuscules fortement colorés en bleu. Ces précipités semblent ensuite s'accrocher sur le bord de la vacuole et se dissoudre, tandis que la vacuole prend une teinte bleue de plus en plus accentuée. Les petites vacuoles périphériques forment d'abord quelques petits précipités colorés en bleu foncé, puis ceux-ci ont une tendance à disparaître tandis que le suc vacuolaire prend une teinte bleue, mais beaucoup moins intense que celui de la grosse vacuole centrale.

Fig. 9 à 13 et fig. 15. — *Wistaria sinensis*, (variété à fleur violette). Différents types de cellules de l'épiderme des pétalements d'une fleur ouverte. La grosse vacuole centrale à pigment violet rougeâtre pâle peut renfermer un corpuscule tannique plus fortement coloré ou en être dépourvue. Les petites vacuoles peuvent rester incolores et dépourvues de pigment (fig. 9) et contenir seulement des cristaux aciculaires ou un sphérocristal de pigment bleu violacé, ou les deux à la fois (fig. 13, 12, 10 et 11) ou renfermer à la fois un pigment bleu violet foncé dissous dans le suc vacuolaire avec des cristaux de pigment de couleur plus foncée (fig. 11 et 15). Parfois les petites vacuoles possèdent à la fois un spinocristal de pigment rougeâtre et des cristaux aciculaires de pigment bleu (fig. 12).

Fig. 14. — *Wistaria sinensis alba*. La vacuole centrale offre un pigment rose et les petites vacuoles périphériques des corpuscules tanniques colorés en rouge pâle et un suc vacuolaire incolore (*in vivo*).

Fig. 16. — *Hibiscus Syriacus*. — Cellule de la partie marginale d'un jeune pétalement d'une fleur encore fermée, mais déjà pigmentée : le pigment apparaît dans de petites vacuoles rondes et surtout filamentées. Dans chaque cellule se trouve un énorme oléocorps granuleux, situé contre le noyau et qui généralement masque cet organe (*in vivo*).

Fig. 17. — *Hibiscus Syriacus*. Cellule épidermique de la région centrale du pétalement. Les petites vacuoles sont fusionnées en une seule grosse vacuole. L'oléocorps subsiste à côté du noyau (*in vivo*).

Fig. 18. — *Hibiscus Syriacus*. Cellules épidermiques de la région basale périphérique de la tache rouge d'un pétales de jeune fleur encore fermée, mais déjà pigmentée. Les cellules renferment plusieurs vacuoles de formes irrégulières et assez grosses, contenant un pigment rouge sombre et de petites vacuoles périphériques, rondes et incolores. Elles montrent un oléocorps (*in vivo*).

Fig. 19. — *Hibiscus Syriacus*. Cellules épidermiques de la portion périphérique de la tache rouge sombre de la base d'un pétales de fleur ouverte. On distingue une grosse vacuole à pigment rouge contenant des corpuscules (probablement précipités de tanin ayant adsorbé le pigment) colorés d'une manière plus intense, et de petites vacuoles périphériques incolores (*in vivo*).

Fig. 20 et 21. — *Hibiscus Syriacus*. Cellules épidermiques de la région centrale de la tache rouge sombre de la base d'un pétales d'une très jeune fleur : les cellules renferment une grosse vacuole centrale à pigment rouge sombre, contenant parfois un corpuscule plus fortement coloré, et de petites vacuoles périphériques à pigment mauve très pâle (*in vivo*).

#### PLANCHE VI

Fig. 1 et 2. — *Cerise*. Cellules de l'épicarpe traitées par une solution de caféïne à 0,10 %. La caféïne a déterminé la précipitation du tanin sous forme de petites granulations incolores dans le suc vacuolaire teint en rouge (fig. 1). Celles-ci se fusionnent et deviennent ensuite de gros corpuscules (fig. 2).

Fig. 3. — *Raisin*. Cellules de l'épicarpe. Les cellules renferment une seule grosse vacuole : dans celle-ci se trouve un pigment rouge et des nombreux corps sphériques, de diverses tailles, plus fortement colorés, qui sont des précipités de tanin ayant adsorbé le pigment (*in vivo*).

Fig. 4 et 5. — *Raisin* (autre variété). Cellules de l'épicarpe d'un fruit mûr. Le système vacuolaire reste constitué par des vacuoles filamenteuses, souvent anastomosées en réseau et qui dans certaines cellules ont une tendance à confluir. Souvent ces vacuoles, surtout lorsqu'elles sont gonflées, renferment de nombreux corpuscules taniques plus fortement colorés que le suc vacuolaire (*in vivo*).

Fig. 6. — *Prune*. Cellules de l'épicarpe d'un fruit mûr : le système vacuolaire reste formé par des vacuoles filamenteuses en voie de gonflement et de confluence (*in vivo*).

Fig. 7. — *Aubergine*. Cellules de l'épicarpe : le système vacuolaire reste à l'état de vacuoles filamenteuses un peu gonflées (*in vivo*).

Fig. 8. — *Aubergine*. Cellules de l'assise du mésocarpe située au dessous de l'épicarpe : les vacuoles filamenteuses très gonflées sont en voie de confluence (*in vivo*).

Fig. 9. — *Ampelopsis hederacea*. Cellules de l'épicarpe du fruit : on observe toutes les phases intermédiaires entre le système vacuolaire encore formé par des vacuoles assez petites, rondes ou filamenteuses, en voie de confluence et le système vacuolaire réduit à une seule vacuole (*in vivo*).

Fig. 10. — *Poire*. Cellules de l'épicarpe. Il n'y a pas de pigment, mais on constate l'existence de deux catégories de vacuoles : une grosse vacuole centrale et de petites vacuoles périphériques rondes (*in vivo*).

Fig. 11 et 12. — *Poire*. Cellules de l'assise du mésocarpe située immédiatement au-dessous de l'épicarpe : on y voit une grosse vacuole à pigment rouge qui contient de nombreux corpuscules taniques plus fortement colorés ; dans la fig. 12, le pigment semble localisé exclusivement sur ces corpuscules. A côté de cette vacuole, on en voit de petites situées sur la périphérie et qui sont incolores (*in vivo*).

Fig. 13. — *Pêche*. Cellules de l'épicarpe. On y voit une grosse vacuole renfermant le pigment à l'état de solution ; dans une cellule, tout le pigment semble cristallisé sous forme de sphérosristaux et le suc vacuolaire apparaît incolore (*in vivo*).

Fig. 14 et 16. — *Cornouille*. Cellules de l'épicarpe. Dans chaque cellule se trouve une unique et grosse vacuole renfermant le pigment : tantôt celle-ci montre un suc vacuolaire rouge avec corpuscules colloïdaux plus colorés, paraissant correspondre à des précipités de tanin (fig. 15), tantôt, dans le suc vacuolaire coloré en rouge, apparaissent de nombreux sphérosristaux de pigment plus sombre ; dans beaucoup de cellules, tout le pigment semble cristallisé et le suc vacuolaire apparaît incolore (*in vivo*).

Fig. 17 à 20. — *Figue*. Cellules de la partie interne rouge du réceptacle. On y voit deux catégories de vacuoles : les unes, au nombre de une ou plusieurs, peuvent parfois revêtir l'aspect filamenté (fig. 18) et renferment le pigment rouge ; les autres, au nombre de une ou plusieurs, sont incolores et toujours rondes (*in vivo*).

#### PLANCHE VII

Fig. 1. — *Rubus fructicosus*. Cellules de l'épicarpe d'un fruit encore très jeune avant la formation des pigments anthocyaniques. On y voit une grosse vacuole centrale et de petites vacuoles périphériques, plus ou moins nombreuses, de forme ronde. Ces deux catégories de vacuoles n'ont pas la même réfringence (*in vivo*).

Fig. 2. — *Rubus fructicosus*. Cellules de l'épicarpe d'un fruit encore jeune, dans lequel il n'y a pas encore de pigment anthocyanique dans l'épicarpe, traitées par une solution de bichromate de potassium : on y voit de nombreux précipités jaunes de tanins formés dans la grosse vacuole sous l'action du bichromate. Les petites vacuoles ne montrent pas de tanins.

Fig. 3. — *Rubus fructicosus*. Cellules de l'épicarpe avant leur pigmentation traitées par une solution de caféine à 0,10 %. Le tanin de la grosse vacuole a été précipité sous forme de nombreux corpuscules.

Fig. 4. — *Rubus fructicosus*. Cellules de l'épicarpe encore non pigmentées, colorées vitalement par le rouge neutre. Le colorant a précipité le tanin de la grosse vacuole sous forme de nombreux corpuscules fortement colorés et a donné une teinte rouge pâle au suc vacuolaire. Les petites vacuoles n'ont pas pris le colorant.

Fig. 5 et 6. — *Rubus fructicosus*. Cellules de l'épicarpe d'un fruit à un stade beaucoup plus avancé : les petites vacuoles ne montrent pas encore de pigment, tandis que la grosse vacuole a formé un pigment rouge pâle (*in vivo*).

Fig. 7 et 8. — *Rubus fructicosus*. Cellules de l'épicarpe d'un fruit noir et tout à fait mûr. On y distingue une grosse vacuole centrale à pigment rouge pâle (fig. 8) remplacée, dans la fig. 7, par trois vacuoles de tailles différentes et de nombreuses petites vacuoles périphériques, rondes. Celles-ci renferment des corpuscules colloïdaux bleu violet foncé, au nombre de un à plusieurs, et des cristaux de pigment bleu violacé foncé, en forme d'aiguilles ou seulement l'une ou l'autre de ces deux formations (*in vivo*).

Fig. 9 à 12. — *Rubus fructicosus*. Cellules de l'épicarpe d'un fruit mûr : on y voit une grosse vacuole centrale à pigment rouge cerise pâle et de nombreuses petites vacuoles rondes, renfermant des cristaux d'un pigment bleu violacé foncé, en forme d'aiguilles disposées en paquets ou groupés autour d'un axe. Dans la figure 13, le tanin renfermé dans la grosse vacuole à pigment rouge pâle, s'est précipité sous forme d'une masse spongieuse qui a absorbé le pigment : le suc vacuolaire semble décoloré. Dans la figure 12, le tanin

a précipité sous forme de nombreux corpuscules plus fortement colorés que le suc vacuolaire (*in vivo*).

Fig. 14. — *Rubus fruticosus*. Cellule du mésocarpe d'un fruit encore vert. On aperçoit une grosse vacuole centrale occupant presque tout le volume de la cellule et un grand nombre de petites vacuoles périphériques, généralement rondes. Enfin dans la couche pariétale du cytoplasme se trouvent des chloroplastes (*in vivo*).

Fig. 15. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la partie externe du mésocarpe d'un fruit déjà rouge : on y voit une grosse vacuole centrale contenant un pigment rouge cerise très pâle et un grand nombre de petites vacuoles périphériques, de forme ronde, et incolores. Autour du noyau se trouvent des chloroplastes (*in vivo*).

Fig. 16. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la partie externe du mésocarpe d'un fruit déjà rouge et à un stade plus avancé que précédemment. La grosse vacuole centrale renferme un pigment rouge cerise pâle. Les petites vacuoles ont formé un pigment rouge orangé : certaines contiennent, en outre, de petits grains rouge cerise foncé, animés de mouvements browniens (*in vivo*).

#### PLANCHE VIII

Fig. 1. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la partie interne du mésocarpe d'un fruit commençant à noircir : la grosse vacuole centrale n'a pas formé de pigment, tandis que les petites vacuoles périphériques qui avaient tout d'abord produit un pigment rouge orangé sont en voie de transformation : elles conservent encore ce pigment rouge orangé : beaucoup renferment de petits grains rouge cerise foncé, animés de mouvements browniens, mais l'une d'elle a formé, dans son intérieur, deux gros corps colloïdaux sphériques bleu violet foncé constitués par une partie centrale fortement colorée et une zone périphérique plus claire ; dans une autre vacuole, il ne s'est formé qu'un seul corps colloïdal, mais le suc vacuolaire s'est décoloré (*in vivo*).

Fig. 2. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la partie interne du mésocarpe d'un fruit déjà noir. La grosse vacuole centrale ne renferme pas de pigment. Les petites vacuoles périphériques sont en voie d'évolution : les unes ont un suc rouge orangé et renferment parfois de petits grains rouge cerise foncé ; dans les autres, il s'est formé un ou plusieurs gros corps sphériques colloïdaux, colorés en violet foncé et montrant une zone périphérique plus claire ; dans ces vacuoles, le suc d'abord rouge orangé vire ensuite au violet pâle, puis finit par se décolorer (*in vivo*).

Fig. 3. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la partie externe du mésocarpe dans un fruit déjà noir : la grosse vacuole centrale renferme un pigment rouge cerise pâle. Les petites vacuoles périphériques contiennent toutes déjà un suc vacuolaire violet pâle et un ou plusieurs gros corps colloïdaux violet foncé (*in vivo*).

Fig. 4. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la partie interne du mésocarpe d'un fruit parvenu à maturité. La grosse vacuole centrale est incolore. Les petites vacuoles périphériques renferment toutes un suc vacuolaire violet pâle et, dans l'intérieur de chacune, on trouve un ou plusieurs gros corps sphériques colorés en violet foncé ; quelques-unes renferment, en outre, un ou plusieurs cristaux de pigment violet foncé, en forme d'aiguille. Ces cristaux ont une tendance à sortir de la vacuole (*in vivo*).

Fig. 5. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la partie interne du mésocarpe d'un fruit mûr. La grosse vacuole centrale est restée incolore. Les petites vacuoles périphériques ont formé chacune un ou plusieurs gros corps colloïdaux sphéri-

ques de couleur violet foncé, tandis que leur suc s'est décoloré ; dans quelques-unes se sont, en même temps, déposés des cristaux aciculaires de pigments violet foncé (*in vivo*).

Fig. 6. — *Rubus fruticosus*. Petites vacuoles d'une cellule du mésocarpe d'un fruit presque mûr. Ces vacuoles sont à diverses phases de leur évolution : les unes ont encore un pigment rouge orangé avec souvent de petits grains rouge cerise foncé ; l'une a un suc violet pâle et renferme deux gros corps sphériques colloïdaux, de couleur violet foncé, d'autres renferment des corps colloïdaux violet foncé, mais ont un suc déjà décoloré ; dans quelques unes, le suc s'est décoloré et il s'est déposé seulement des cristaux aciculaires de pigment violet foncé : il n'y a pas de corps colloïdaux (*in vivo*).

Fig. 7. — *Rubus fruticosus*. Idem : la plupart des vacuoles renferment un ou plusieurs corps colloïdaux violet foncé dans un suc décoloré : dans quelques-unes, le suc vacuolaire a conservé une teinte violet pâle (*in vivo*).

Fig. 8. — *Rubus fruticosus*. Petites vacuoles périphériques dans une cellule du mésocarpe d'un fruit mûr ; toutes ces vacuoles ont formé, dans leur intérieur, de gros corps colloïdaux violet foncé : ici le centre du corps colloïdal est plus clair que la périphérie. Dans toutes ces vacuoles, le suc s'est décoloré (*in vivo*).

Fig. 9. — *Rubus fruticosus*. Idem. Dans toutes les vacuoles, le suc s'est décoloré ; dans un certain nombre, il s'est formé un ou plusieurs gros corps colloïdaux, de couleur violet foncé, avec une zone périphérique plus claire ; dans d'autres, il s'est déposé en même temps que ces corps colloïdaux de longs cristaux de pigment violet foncé : dans un certain nombre de vacuoles, il ne s'est formé que des cristaux de pigment (*in vivo*).

Fig. 11. — *Rubus fruticosus*. Idem : Groupe de petites vacuoles ne contenant que de nombreux cristaux de pigment violet foncé (*in vivo*).

Fig. 12. — *Rubus fruticosus*. Idem : dans chacune des vacuoles, il s'est formé un gros corps colloïdal violet foncé et dans quelques-unes des cristaux de pigment violet foncé, très allongés qui ont une tendance à sortir des vacuoles (*in vivo*).

Fig. 13. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la partie extérieure du mésocarpe d'un fruit commençant à se désorganiser. La grosse vacuole centrale renferme un pigment rouge cerise pâle et les petites vacuoles périphériques se sont désorganisées : il ne subsiste plus d'elles que les corps colloïdaux violet foncé et les longs cristaux de pigment de même couleur qu'elles ont formé (*in vivo*).

Fig. 14. — *Rubus fruticosus*. Cellule du mésocarpe d'un fruit encore très jeune et vert fixée et colorée par la méthode de REGAUD. On y voit, en dehors du noyau, des chloroplastes et des chondriosomes, une grosse vacuole centrale dans laquelle le tanin s'est précipité sous forme de corpuscules teints en jaune par le bichromate de potassium. Les petites vacuoles périphériques apparaissent vides de tout contenu.

Fig. 15. — *Rubus fruticosus*. Cellules du mésocarpe d'un fruit déjà noir, fixé et coloré par la méthode de REGAUD. La grosse vacuole renferme des corpuscules tanniques teints en jaune par le bichromate de potassium ; les petites vacuoles périphériques montrent chacune un ou plusieurs corps colloïdaux colorés en noir par l'hématoxyline ferrique. Dans le cytoplasme, on aperçoit des chondriosomes.

Fig. 16. — *Rubus fruticosus*. Petites vacuoles d'une cellule du mésocarpe d'un fruit mûr fixé et coloré par la méthode de REGAUD : chacune renferme un corpuscule colloïdal coloré en noir : à côté se trouvent des cristaux de pigments teints en jaune gris, formés dans ces vacuoles, mais qui en sont sortis.

## PLANCHE IX

Fig. 1. — *Iris germanica*. Divers stades de la dissolution du corps sphérique dans la région de l'épiderme de la feuille située un peu au-dessus de la base : le corps prend des aspects anguleux ou polygonaux et parfois forme des fentes radiales qui lui donnent l'aspect d'un grain d'amidon en voie de digestion. Dans quelques cas, il donne l'impression d'être recouvert d'une pellicule externe qui se déchire et de l'intérieur de laquelle sortent des grains réfringents. Le corps prend ensuite l'aspect d'une masse muriforme constituée par des grains moyennement gros, puis ceux-ci deviennent de plus en plus petits et on arrive à des figures semblables au corps granuleux des Œilletts (*in vivo*).

Fig. 2. — *Iris germanica*. Diverses figures de l'altération des corps sphériques de l'*Iris germanica*, sous l'action d'une solution de perchlorure de fer. Les corps forment, à leur intérieur, des petites vacuoles qui grossissent de plus en plus, et déterminent leur gonflement ; dans certains cas, ces corps se décomposent en zones concentriques alternativement brunies par le perchlorure et incolores. Enfin à la suite d'un gonflement considérable, ces corps finissent par prendre des formes myéliniques ou des aspects de réseau.

Fig. 3 et 4. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques d'une feuille âgée, en voie de dégénérescence : de nombreux corps sphériques de tailles diverses se sont déposés dans la vacuole et ceux-ci se sont gonflés par formation de vacuoles à leur intérieur : certains paraissent éclater, laissant sortir des grains d'abord moyennement gros qui finissent par se transformer en une poussière granuleuse. Certains de ces corps prennent des formes irrégulières, en haltères (*in vivo*).

Fig. 5. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques d'une feuille âgée en voie de dégénérescence, colorées postvitalement par le bleu coton : on y voit des corps sphériques intacts colorés électivement en bleu et d'autres également colorés qui sont en voie de gonflement et montrent, en leur centre, des vacuoles. Enfin une poussière granuleuse également colorée semble résulter de la dissolution de certains de ces corps.

Fig. 6. — *Iris germanica*. Corps sphériques en voie de dissolution, colorés par le bleu coton.

Fig. 7. — *Iris germanica*. — Cellule épidermique d'une feuille âgée en voie de dégénérescence colorée postvitalement par l'hématoxyline de DELAFIELD. On y voit plusieurs corps sphériques colorés électivement par l'hématoxyline de Delafield et montrant une structure formée par des zones concentriques et une poussière granuleuse qui paraît provenir de la dissolution d'autres corps semblables.

Fig. 8. — *Iris germanica*. Cellules épidermiques d'une très jeune feuille colorée vitalement par le bleu de crésyl : les vacuoles d'abord filamentueuses ont conflué pour former, dans chaque cellule, deux vacuoles polaires de forme irrégulière. Dans chacune de ces cellules se trouvait un petit corps sphérique inclus dans l'une des vacuoles et que le bleu de crésyl a coloré fortement. En même temps le colorant a provoqué la précipitation, dans les vacuoles, d'autres corps semblables et donné une teinte bleu pâle au suc vacuolaire.

Fig. 9. — *Iris germanica*. Cellule épidermique de la base d'une feuille colorée vitalement par le bleu de crésyl : le colorant s'est d'abord fixé sur le gros corps sphérique auquel il a donné une teinte bleu verdâtre foncé, puis a déterminé la précipitation d'autres corps semblables, mais beaucoup plus petits, qu'il a colorés de la même manière ; le suc cellulaire est encore resté incolore.

## PLANCHE X

- Fig. 1. — *Brassica oleracea capitata*. Cellules épidermiques d'une feuille : la vacuole renferme un suc coloré en rouge violacé dans lequel se trouvent un ou plusieurs corps colloïdaux beaucoup plus fortement colorés dont quelques-uns sont vésiculisés (*in vivo*).
- Fig. 2. — *Brassica oleracea capitata*. Corps colloïdaux sphériques des vacuoles des cellules épidermiques traitées par une solution d'acide osmique à 2 %. L'acide osmique les a noircis fortement et a déterminé la production, dans leur intérieur, de nombreuses vacuoles.
- Fig. 3. — *Brassica oleracea capitata*. Cellule épidermique d'une feuille traitée par une solution à 2 % d'acide osmique. L'acide osmique a noirci fortement le corps sphérique et a déterminé la production, dans son intérieur, de vacuoles lui donnant un aspect spongieux ; en même temps, des dépôts d'osmium se sont produits dans le suc vacuolaire.
- Fig. 4 à 6. — *Brassica oleracea capitata*. Cellule de l'assise du mésophylle située immédiatement au-dessous de l'épiderme : la vacuole renferme un pigment rouge vineux à l'état de solution et dont une partie s'est cristallisée sous forme d'un sphérocristal (*in vivo*).
- Fig. 7. — *Rosa* (variété à fleurs jaunes et à feuilles rouge sombre). Stade initial de la formation d'une dent dans le méristème basal d'une très jeune foliole encore dépourvue de pigment anthocyanique : les cellules du méristème basal ont des vacuoles encore filamentueuses renfermant une solution très condensée de tanin qui leur confère une réfringence très accusée : les cellules de la dent ne renferment pas encore de tanin et leurs vacuoles ne sont pas visibles sans coloration vitale (*in vivo*).
- Fig. 8. — Rosier (même variété que précédemment). Jeune dent de foliole à un stade un peu plus avancé : toutes les cellules de la dent renferment des vacuoles remplies de tanin et très réfringentes : dans les cellules de la base et dans celles du méristème de la foliole aux dépens desquels se forme la dent, ces vacuoles sont en voie de gonflement et de confluence (*in vivo*).
- Fig. 9. — Rosier (même variété que précédemment). Dent à un stade beaucoup plus avancé, mais n'ayant pas encore achevé son développement et dans laquelle commence la pigmentation : les cellules de la pointe renferment des vacuoles présentant l'aspect de minces filaments ressemblant à des chondriosomes et renfermant un pigment rouge ; les cellules situées un peu au-dessous déjà un peu gonflées sont également pigmentées. Au contraire, celles de la base, déjà fortement gonflées et en voie de confluence, sont dépourvues de pigment rouge et ne renferment que des tanins et un composé oxyflavonique. La pigmentation commence donc dans les cellules les plus jeunes encore en voie de développement, pour ne se continuer que plus tard dans les cellules déjà assez différenciées de la partie basale : elle s'effectue donc en sens inverse de la croissance de la dent (*in vivo*).
- Fig. 10. — Rosier (autre variété, à fleurs jaunes et à feuilles rouges). Extrémité d'une dent déjà assez développée : les cellules renferment des vacuoles filamentueuses ressemblant à des chondriosomes et renfermant un pigment rouge, sauf celles de la pointe dans lesquelles les vacuoles encore dépourvues de tanin et de pigment ne sont pas visibles sans coloration vitale (*in vivo*).
- Fig. 11. — Rosier (même variété). Début de la formation d'une dent aux dépens du méristème basal de la foliole : ici, par suite d'une anomalie, les cellules de ce méristème sont déjà pigmentées et toutes les cellules de la jeune dent montrent, dès l'apparition de cette dernière, des vacuoles mitochondriiformes renfermant déjà de l'anthocyane (*in vivo*).
- Fig. 12. — Rosier (même variété). Cellules épidermiques différenciées d'une foliole

traitées par une solution à 0,10 % de caféïne. Le tanin s'est précipité sous l'action de l'alcaloïde sous forme de gros globules colorés en rouge par adsorption du pigment.

Fig. 13. — Rosier (même variété). Cellules épidermiques d'un jeune pédoncule floral : chaque cellule renferme deux catégories de vacuoles ; 1<sup>o</sup> des vacuoles à l'état de filaments gonflés et en voie de confluence, contenant le pigment anthocyanique et une petite vacuole ronde et incolore (*in vivo*).

Fig. 14. — Rosier (même variété). Cellules épidermiques d'un jeune pédoncule floral : on y voit de nombreuses vacuoles rondes, de tailles variées, qui renferment le pigment anthocyanique, et une ou deux petites vacuoles incolores et rondes (*in vivo*).

Fig. 15. — *Ailanthis glandulosa*. Poil sécréteur encore jeune d'une foliole, vu de face : les vacuoles sont à l'état de filaments déjà gonflés et plus ou moins anastomosées en réseau : elles renferment déjà le pigment (*in vivo*).

Fig. 16 à 18. — *Ailanthis glandulosa*. — Divers stades de l'évolution des vacuoles dans les poils sécrétateurs des folioles. On voit que le pigment apparaît de très bonne heure, dans des vacuoles filamenteuses qui ensuite se gonflent et se fusionnent pour constituer de petites vacuoles rondes (*in vivo*).

#### PLANCHE XI

Fig. 1. — *Rosa*. Cellules épidermiques de la tige traitées par une solution de caféïne à 0,10 %. Le tanin s'est précipité, sous l'action de l'alcaloïde, sous forme de gros globules colorés en rouge par suite de l'adsorption du pigment. Dans certaines cellules, tout le pigment semble fixé sur les globules de tanin et le suc vacuolaire apparaît incolore.

Fig. 2. — *Ampelopsis hederacea*. Cellules épidermiques de la région d'une vrille située un peu au-dessous de l'extrémité : les vacuoles encore filamenteuses sont déjà remplies de pigment (*in vivo*).

Fig. 3. — *Ampelopsis hederacea*. Cellules épidermiques d'une partie plus âgée de la vrille où les petites vacuoles du début se sont déjà fusionnées en une seule grosse vacuole. Ces cellules ont été traitées par une solution à 0,10 % de caféïne qui a précipité le tanin sous forme de gros globules qui ont adsorbé le pigment.

Fig. 4. — *Ampelopsis Weitchii*. Cellules épidermiques de la tige traitées par une solution de caféïne à 0,10 % ; la caféïne a précipité le tanin sous forme de petits grains incolores au sein du suc vacuolaire coloré en rouge réalisant ainsi la séparation du tanin du pigment.

Fig. 5. — *Polygonum Sachalinense*. Cellules épidermiques de la tige traitées par une solution de caféïne à 0,10 % qui a précipité le tanin sous forme de granulations incolores au sein du suc vacuolaire coloré.

Fig. 6. — *Nymphaea alba*. Cellules du bord d'une jeune feuille : on y voit divers stades de l'évolution des vacuoles : dans les cellules les plus externes, le pigment apparaît dans de petites vacuoles rondes ou filamenteuses, puis dans les assises situées au-dessous, celles-ci sont en voie de gonflement et de confluence et enfin dans l'assise la plus profonde les cellules ne renferment plus qu'une seule grosse vacuole (*in vivo*).

Fig. 7. — *Vitis*. Cellules épidermiques du pétiole : dans la vacuole qui renferme de l'anthocyane à l'état de solution se trouve un gros globule tannique plus fortement coloré que le suc vacuolaire (*in vivo*).

Fig. 8. — *Canna indica*. Cellules épidermiques de la feuille. On y voit une grosse vacuole à pigment rouge violacé dans laquelle se trouvent quelques corpuscules colloïdaux plus colorés. A côté de la grosse vacuole, on voit de petites vacuoles rondes et incolores (*in vivo*).

Fig. 9. — *Canna indica*. Cellules épidermiques de la feuille. La grosse vacuole renferme une solution de pigment rouge dans laquelle se trouvent quelques granules colloïdaux plus fortement colorés et, dans certaines cellules, un gros sphérocristal de pigment. A côté de la grosse vacuole, on voit de petites vacuoles rondes et incolores (*in vivo*).

Fig. 10. — *Canna indica*. Cellules épidermiques de la feuille. Dans la grosse vacuole, on aperçoit, dans trois cellules, un gros sphérocristal de pigment, et, dans une autre, quelques grains colloïdaux plus fortement colorés que le suc vacuolaire. Dans une cellule de droite, tout le pigment semble s'être cristallisé et la vacuole est décolorée. A côté de la grosse vacuole à anthocyane, se trouvent de petites vacuoles rondes et incolores (*in vivo*).

Fig. 11. — *Canna indica*. Cellule épidermique de la feuille. On y voit une grosse vacuole renfermant un pigment rouge et deux petites vacuoles rondes et incolores (*in vivo*).

Fig. 12. — *Canna indica*. Cellules épidermiques de la feuille. La grosse vacuole renferme une solution de pigment anthocyanique dans laquelle se trouvent des corpuscules colloïdaux plus fortement colorés et, souvent, un ou plusieurs sphérocristaux de pigment. A côté de la grosse vacuole, on voit de petites vacuoles rondes et incolores (*in vivo*).

Fig. 13. — *Canna indica*. Cellule épidermique de bractée. On y voit une grosse vacuole à anthocyane renfermant un volumineux sphérocristal de pigment et une petite vacuole ronde et incolore (*in vivo*).

#### PLANCHE XII

Fig. 1. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la région externe du mésocarpe d'un fruit rouge : grosse vacuole à pigment rouge framboise pâle et petites vacuoles à pigment orangé (*in vivo*).

Fig. 2. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la même région dans un fruit un peu plus avancé : les petites vacuoles forment, dans leur intérieur, un grain d'abord rouge, qui ensuite devient violet (*in vivo*).

Fig. 3. — *Rubus fruticosus*. Cellule de la même région dans un fruit plus avancé encore. Dans un certain nombre des petites vacuoles renfermant un grain violet, le suc vacuolaire vire au violet (*in vivo*).

Fig. 4. — *Rubus fruticosus*. Petites vacuoles dans une des cellules du mésocarpe dans un fruit déjà noir : on y voit les petites vacuoles à tous les stades de leur évolution : les unes à suc encore orangé contenant souvent un grain rouge, les autres à suc orangé et grain violet, d'autres à suc et grain violet ; dans les autres, plus avancées, le suc s'est décoloré, quelques-unes renferment plusieurs grains violets. Dans une vacuole, il s'est formé des cristaux de pigment violet (*in vivo*).

Fig. 5. — *Rubus fruticosus*. Cellule d'une région périphérique du mésocarpe : les petites vacuoles ont un suc devenu incolore et renferment un ou plusieurs gros corps sphériques violet foncé (*in vivo*).

Fig. 6. — *Rubus fruticosus*. Cellule de l'épicarpe d'un fruit mûr avec une grosse vacuole à pigment rouge framboise et de petites vacuoles à suc incolore contenant des cristaux (surtout sphérocristaux) de pigment violet (*in vivo*).

Fig. 7. — *Canna indica*. Cellule épidermique d'une feuille avec une grosse vacuole à pigment rouge contenant des granulations colloïdales plus colorées et un gros sphérocristal et deux petites vacuoles incolores (*in vivo*).

Fig. 8. — *Hibiscus syriacus*. Cellules épidermiques de la région basale d'un pétalement avec une grosse vacuole à pigment rouge contenant des grains de tanin plus colorés et petites vacuoles à pigment mauve (*in vivo*).

Fig. 9 à 11. — *Wistaria sinensis*. Cellules épidermiques des pétales, avec une grosse vacuole à pigment violet rouge, contenant un ou plusieurs corpuscules tanniques plus colorés, et plusieurs petites vacuoles à pigment violet bleu renfermant souvent des cristaux de pigment bleu foncé (*in vivo*).

## APPENDICE

---

On a vu, au cours de ce Mémoire, que les pigments qui donnent, avec l'acétate de plomb, un précipité rouge sont assez répandus. Nous avons indiqué, en outre, que parmi les Anémones, il y en a (*A. coronaria*) dans lesquelles le pigment forme avec l'acétate de plomb un précipité rouge, tandis que dans d'autres (*A. hortensis*), le pigment précipite en vert par le même réactif.

Des études faites récemment au cours de l'impression de ce mémoire, nous ont permis de trouver d'autres exemples de pigment fourni avec l'acétate de plomb un précipité rouge : tel est notamment le pigment rouge vermillon de la spathe d'*Anthurium Andraeanum*, qui se trouve localisé non dans l'épiderme, mais dans le mésophylle, tels sont aussi les pigments de certaines variétés de Glaïeul, Pavot et Mûflier.

Ces études nous ont en outre montré que les pigments anthocyaniques peuvent se comporter de manières diverses avec l'acétate de plomb et les alcalis, non seulement entre les espèces d'un même genre, mais encore entre les variétés horticoles appartenant à une même espèce.

Dans les Glaieuls, par exemple, il y a des variétés à pigment rouge foncé qui, avec l'acétate de plomb, précipitent en vert et qui verdissent avec la potasse. Dans d'autres, de couleur rouge plus pâle, le pigment donne seulement avec l'acétate de plomb un précipité jaune verdâtre et se colore en jaune par la potasse. Dans certaines variétés à pigment rouge vermillon, le pigment fournit, au contraire, avec l'acétate de plomb, un précipité rouge ocre et se colore avec la potasse en brun jaunâtre. Ces faits indiquent donc que les diverses variétés de Glaieuls se distinguent par un pigment anthocyanique de nature différente : l'un que l'acétate de plomb précipite en rouge et que la potasse colore en brun jaunâtre, l'autre

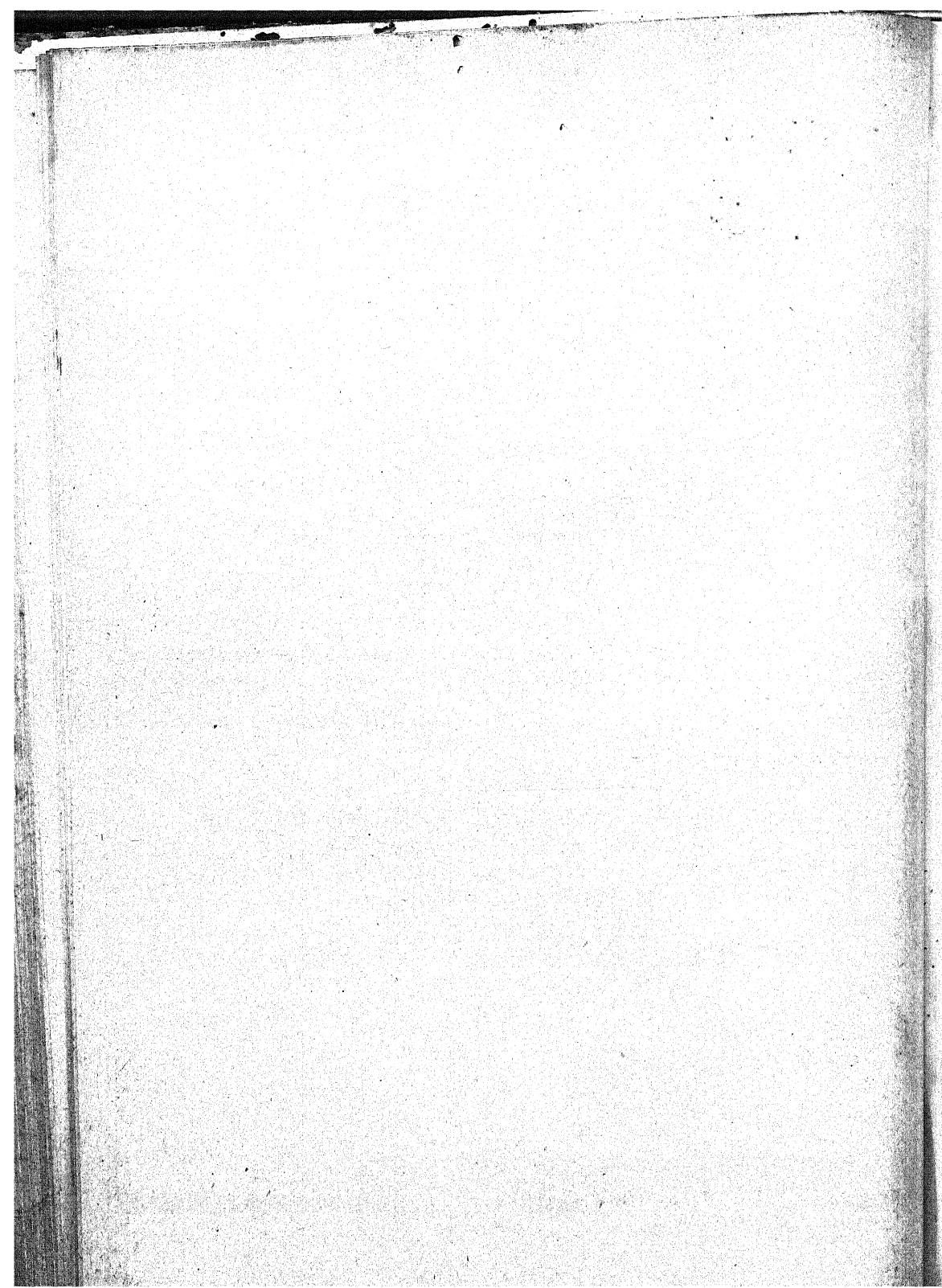
que l'acétate de plomb précipite en vert et que la potasse colore en vert. Quant à la propriété du pigment de certaines variétés rouge pâle de donner avec l'acétate de plomb un précipité jaune verdâtre et de jaunir avec la potasse, elle paraît s'expliquer par le fait que le pigment est associé à un composé flavonique; comme ces caractères se manifestent aussi bien dans les vacuoles elles-mêmes que dans les extraits alcooliques, il y a lieu de supposer que le composé flavonique et le pigment peuvent coexister dans les mêmes cellules.

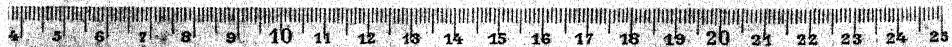
Parmi les fleurs des nombreuses variétés de *Lathyrus odoratus*, il en est dont le pigment mauve foncé ou rouge cerise donne, avec l'acétate de plomb, des précipités verts et se colore en vert par la potasse; dans d'autres, de couleur violet pâle ou rose, le pigment précipite en jaune verdâtre par l'acétate de plomb et prend une teinte jaune verdâtre par la potasse. D'autres enfin, à pigment vermillon fournissent, avec l'acétate de plomb, un précipité d'abord rouge violacé, qui, ensuite, prend une teinte d'un gris très légèrement verdâtre. Dans les extraits alcooliques de ce pigment, il se forme d'abord un précipité rouge violacé qui, en déposant au fond du tube, prend, à la longue, une teinte grise faiblement verdâtre. Ce pigment se colore avec la potasse en jaune-brun violacé.

Dans les diverses variétés horticoles d'*Anthirrhinum majus*, il en est dont le pigment rouge donne, avec l'acétate de plomb, un précipité vert et se colore en vert par la potasse, d'autres à pigment rouge précipitent en jaune verdâtre par l'acétate de plomb et prennent une teinte jaune par la potasse. D'autres enfin, fournissent, avec l'acétate de plomb, un précipité rouge brun.

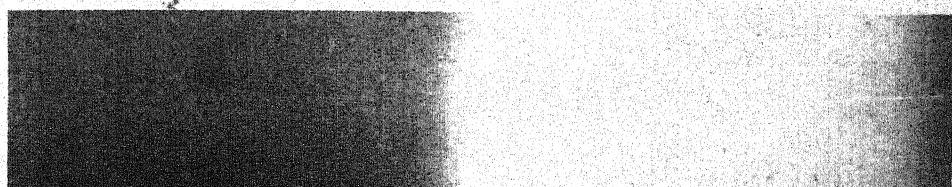
Les diverses espèces et variétés horticoles du genre *Papaver* renferment des pigments qui se comportent ainsi de manière différente et dont quelques-uns ont des caractères aberrants qui avaient attiré l'attention de WEIGERT. Dans les fleurs de *Papaver orientale* et de *P. somniferum*, le pigment précipite en vert par l'acétate de plomb et verdit par la potasse. Dans une variété horticole hybride de *Papaver orientale* et de *P. bracteatum*, nous avons trouvé un pigment qui se comporte de même. Au contraire, dans la fleur de *P. bracteatum*, le pigment donne, avec l'acétate de plomb, un précipité rouge violacé qui, à la longue, devient gris, très légèrement verdâtre. Dans la fleur de *Papaver Rhæas*, le pigment forme, avec l'acétate de plomb, un précipité rouge violacé, qui au bout de quelque temps, prend une

teinte bleu verdâtre. Ce pigment se colore en brun violacé par la potasse. Enfin, dans un hybride de *Papaver orientale* à pigment vermillon orangé, nous avons constaté que le pigment donne, avec l'acétate de plomb, un précipité rouge. Ces faits montrent qu'il est impossible d'utiliser les caractères des pigments anthocyaniques en taxonomie.





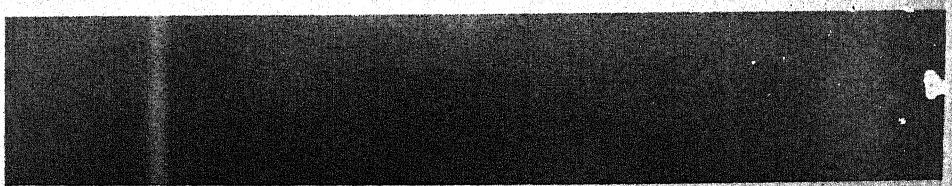
B



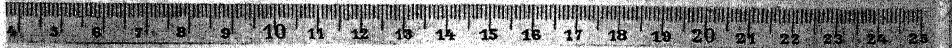
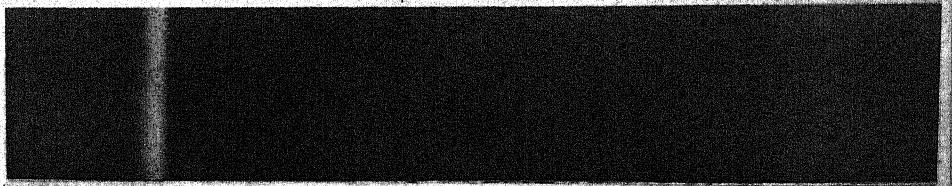
R<sub>1</sub>



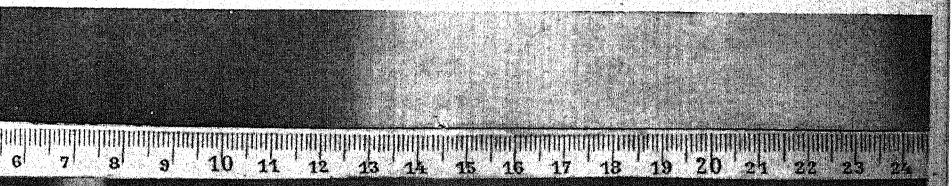
R<sub>2</sub>



R<sub>3</sub>

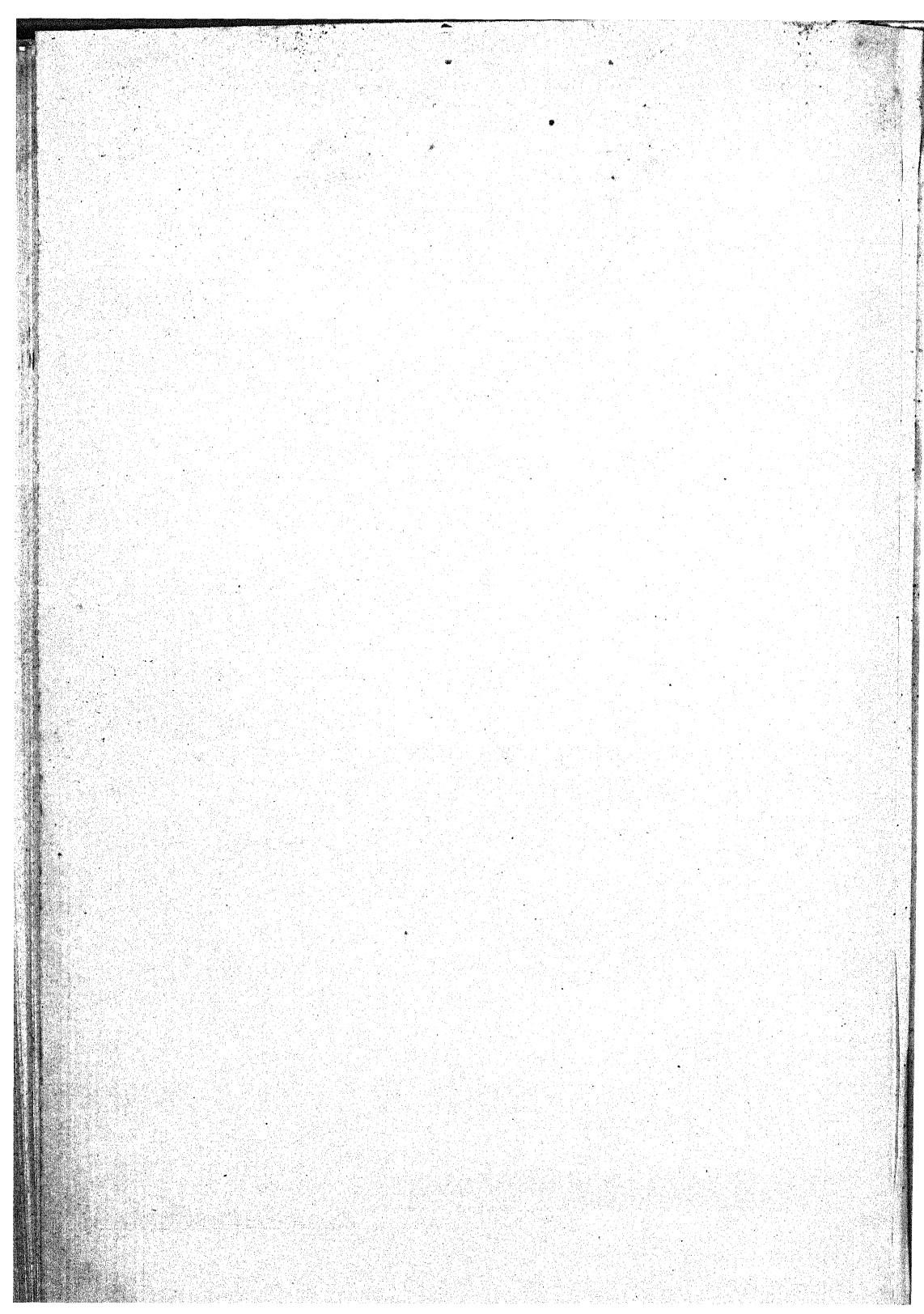


B<sub>2</sub>



BR





# LA FLORE ET LE CLIMAT D'UN VALLON DES ALBÈRES.

par M. Ad. DAVY DE VIRVILLE

## INTRODUCTION

On sait que la chaîne des Pyrénées se termine, vers l'Est, par un système montagneux formé de roches cristallines, atteignant 1275 m. d'altitude au Pic de Néoulous, mais ne mesurant plus que 717 m. d'altitude au Pic del Tourn, près de Banyuls : c'est le massif des Albères. Par suite de sa faible élévation, de la latitude où il se trouve placé et surtout du voisinage de la Méditerranée, ce massif, du moins jusque vers 700-800 m. d'altitude, est entièrement soumis au climat méditerranéen. D'après GAUSSEN qui a bien étudié cette région et auquel nous empruntons les renseignements météorologiques suivants, la quantité de pluie qui tombe, au cours d'une année, atteint : 486 mm. à Port-Vendres, 674 mm. à Paulilles, 705 mm. à Banyuls et 569 mm. à Cerbère : ces quatre stations étant situées au bord de la mer. De plus on constate que la pluviosité s'élève sur le versant Est, qui seul nous intéresse ici, à 578 mm. au Sémaphore du Cap Béar (102 m. d'altitude) et à 589 mm. au Phare du Cap Béar (203 m. d'altitude). Il pleut donc moins au bord de la mer que dans la montagne, à l'intérieur des terres. De fait, à Banyuls, il y a 130 beaux jours par an. Souvent pendant l'hiver (et nous pourrions ajouter aussi pendant l'été), les nuages couvrent les sommets des Albères, tandis que le soleil luit à Banyuls. GAUSSEN est ainsi amené à supposer que la présence d'une flore particulièrement méridionale, à Banyuls, est en rapport avec cette

luminosité fréquente. Nous sommes entièrement de son avis. L'état hygrométrique moyen de l'air est d'ailleurs égal à 60,2 à Banyuls et à 62,5 au Cap Béar. Il est donc très faible. Quant à la température de cette région, si on a constaté exceptionnellement un minimum absolu de — 5°5, par contre, les maxima absolus sont élevés et oscillent entre 39° et 40° : la moyenne annuelle étant de 16° à Paulilles et de 15° 9 à Banyuls. Du reste, d'après le Dr MARTINET (cité d'après GAUSSSEN), il n'y aurait qu'une « huitaine de petites gelées par an à Banyuls ». Le vent est aussi un facteur très important à considérer : car il atteint souvent une grande violence dans ces régions : exerçant ainsi, sur le climat, une influence considérable. On distingue aisément le mistral et la tramontane qui soufflent du Nord et sont fréquents ; et, au contraire, le vent du Sud, ou vent d'Espagne, qui est un vent chaud et souffle plus rarement. Ajoutons, pour être complet, que l'intensité de la radiation solaire, qui mérirait de faire l'objet d'observations systématiques dans la région, est certainement très forte. Les Albères sont à la fois sèches, chaudes, ensoleillées et exposées à des vents violents. Il n'est donc pas surprenant d'y rencontrer une flore aux caractères méditerranéens très accusés dont la plus grande partie appartient, sur la silice, à l'étage du Chêne-Liège et, sur le calcaire, à celui du Chêne-Vert. Elle a du reste fait l'objet d'un certain nombre de travaux dont ceux de JEANBERNAT et RENAULD, FLAHAULT, CONILL, GAUTIER, SORRE, TITS et surtout GAUSSSEN comptent parmi les plus marquants. Nous devons même à FLAHAULT, à SORRE, puis à GAUSSSEN une carte géo-botanique de la région considérée.

Cependant, si grande que soit son intérêt floristique, si bien explorée qu'elle ait été par de nombreux botanistes, cette région naturelle réserve sans doute encore bien des surprises. Quel ne fut pas notre étonnement d'y découvrir, au mois de Juin 1932, à quelque sept kilomètres de Banyuls, en plein maquis méditerranéen, un vallon dont la flore hygrophile constituée entre autres par *Radiola lindberghii*, *Carex pendula*, *Blechnum Spicant*, *Osmunda regalis*, *Sphagnum compactum*, etc., pour ne citer que les espèces les plus caractéristiques, faisait, avec celle du voisinage, un contraste étonnant et, à tout le moins, inattendu. Aussi à l'instigation de M. A.-P.



Fig. 1. — Carte de la région où se trouve le ravin de Pouade, d'après le plan directeur au 1/10.000<sup>e</sup> du Service géographique de l'Armée. Les bords du torrent hachurés, ce qui indique l'escarpement des rives, marquent également les endroits dont la flore est la plus intéressante.

ALLORGE, Professeur au Muséum, auquel nous fîmes part alors de notre découverte, avons-nous décidé d'entreprendre son étude systématique au cours des mois de Juin et de Juillet 1934 et, en particulier, de rechercher les rapports évidents qui nous parurent immédiatement exister entre ces deux flores si distinctes et le climat local si différent de leur station respective.

L'accès de ce vallon, à partir de Banyuls, est relativement très facile. On prend la route aux multiples tournants qui, suivant la rivière de Banyuls que l'on franchit au bout de 5 km. environ sur un pont, conduit à la Grotte de Pouade. Laissant l'entrée de cette grotte à gauche, (en venant de Banyuls), on suit pendant 100 ou 200 m. un sentier plus ou moins bien tracé qui aboutit à la partie inférieure de ce ravin qu'on doit alors remonter, bien entendu en herborisant. La carte ci-jointe (fig. 1) qui est une reproduction d'un fragment du plan directeur au 1/10.000<sup>e</sup> du Service géographique de l'Armée et la photo 1 pl. II donnent d'ailleurs une bonne idée de la topographie des lieux. On remarquera d'abord que ce vallon, sans nom jusqu'ici et que nous appellerons désormais le Ravin de Pouade, est situé à peu près exactement entre 200 et 300 à 350 m. d'altitude seulement : du moins si on ne considère que la partie intéressante du point de vue botanique. Plus haut la flore s'appauvrit sensiblement. Le torrent qui l'alimente tire son origine de diverses sources situées sur les flancs du Pic de la Calme qui le domine au Sud-Ouest (photo 1, pl. III). L'orientation générale de ce ravin légèrement tortueux est N.-E.—S.-W. D'après la carte géologique de France 1/80.000<sup>e</sup>, feuille de Céret, n° 258, ce vallon est situé sur des schistes d'âge cambrien, selon DEPÉRET, et ordovicien, selon MENGEL. En l'absence de fossiles, il est difficile de conclure. Pour le botaniste, il importe peu : car il lui suffit de savoir que ces schistes siliceux, plus ou moins grossiers, alternant avec des lits quartziteux verdâtres, sont souvent affectés « par un métamorphisme plus ou moins complet, allant des schistes sériciteux aux gneiss granitoïdes ».

Le plan suivi dans ce travail est le suivant. Nous décrirons d'abord la flore du maquis, puis nous nous efforcerons de préciser les conditions physiques dans lesquelles elle se développe en étudiant le climat local de la station considérée. Pareillement nous étudie-

rons la flore, puis le climat local du ravin de Pouade; ensuite nous comparerons ces deux stations au double point de vue floristique et climatique; enfin nous tirerons les conclusions qui découlent de cette comparaison.

Qu'il nous soit permis de remercier ici tous ceux qui ont bien voulu favoriser ce travail entrepris au cours de deux séjours au Laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), en 1932 et 1933. M. GUILLIERMOND, Professeur à la Sorbonne, nous a accordé toutes les facilités nécessaires pour entreprendre ces recherches. M. MAIRE, Professeur à la Faculté des Sciences d'Alger, nous a fait obligamment profiter de ses vastes connaissances et de son expérience de la flore méditerranéenne. MM. DUBOSCQ, Directeur du Laboratoire Arago et M. R. DENIS, Chef des Travaux à la Sorbonne, nous ont envoyé des Muscinées fraîches récoltées dans ce vallon et nous ont facilité grandement son exploration, ainsi d'ailleurs que M. BECK, Chef-Mécanicien au Laboratoire Arago. MM. ALLORGE, Professeur au Muséum et Robert DOUIN, Professeur à la Faculté des Sciences de Lyon, ont bien voulu revoir la détermination de diverses Muscinées. Enfin et surtout nous exprimons notre plus vive reconnaissance à M. Jean FELDMANN, Assistant à la Faculté des Sciences d'Alger. Outre qu'il fut pour nous un compagnon d'excursion aussi aimable qu'érudit, nous lui devons une bonne partie des mesures météorologiques qui devaient être faites simultanément, par deux observateurs, dans le ravin et dans le maquis de Pouade, ainsi que la détermination des Algues d'eau douce citées dans ce travail.

#### I. — Flore et climat du maquis de Pouade.

D'après un travail de GAUSSEN, précisément relatif à la région étudiée ici, on appelle maquis «une formation d'arbustes et d'arbrisseaux touffus, ne laissant pas voir le sol entre eux et serrés au point d'empêcher la marche». Et il signale parmi les espèces les plus caractéristiques de cette formation : les *Erica scoparia* et surtout *arborea*, *Calycotome spinosa*, *Arbutus Unedo*, *Cistus albidus* et

*monspeliensis*, *Ulex parviflorus*, *Juniperus Oxycedrus*, et surtout *Quercus coccifera*. De beaux exemples de cette formation s'observent, d'après cet auteur, dans les ravins Sud des Albères, et des lambeaux de moindre importance, dans quelques coins des Aspres et dans les vallons des Abeilles, aux environs même de Banyuls.

C'est bien, en effet, à une telle formation qu'il faut rattacher la flore qui recouvre les pentes assez raides du ravin de Pouade et dont les photos 1 et 2, pl. II ; 2, pl. III et 1, pl. IV donnent une idée très précise. D'ailleurs la région que notre étudions ici figure sur trois cartes géobotaniques. La première, publiée en 1897, est due à Ch. FLAHAULT : elle indique comme espèce dominante, à l'emplacement du ravin de Banyuls : le Chêne-Vert. La même notation est adoptée par M. SORRE pour une seconde carte de la végétation des Pyrénées méditerranéennes donnée, dans sa Thèse, en 1913. Enfin la troisième, due à GAUSSEN et publiée en 1925, porte l'indication d'un certain nombre de formations ou « paysages végétaux ». Elle est beaucoup plus détaillée, mais précisément à cause de cela, assez difficile à déchiffrer. D'après ses indications, le ravin de Pouade est situé au milieu du sous-maquis bas, défini comme nous venons de le rapporter. Toutefois dans le voisinage immédiat du torrent, sur la rive gauche, il indique l'existence d'une garrigue épaisse à Cistes (cl. 6 de sa légende) qu'il définit « un paysage de sous-arbrisseaux et herbacées possédant les caractères physionomiques d'adaptation à la sécheresse » où les Cistes sont prépondérants et où les Bruyères font leur apparition. De fait, si nous n'avons trouvé ni Arbousier, ni Genêtier dans notre maquis, par contre, au moins par place, dans les stations particulièrement arides et ensoleillées, telle que celle représentée par la photo 2, pl. III, les touffes de Cistes ou de Lavandes peuvent être suffisamment espacées les unes des autres pour laisser, sur de petits espaces, le sol nu et à découvert.

Ordinairement la formation végétale est très dense, mais pas très élevée, ne dépassant guère 1 m. à 1 m. 50 de hauteur tout au plus, et souvent moins. Le maquis de Pouade est essentiellement constitué par quelques arbrisseaux (1) : *Erica arborea* dominant et pré-

(1) Autant que possible, dans toutes nos listes, les plantes sont citées dans un ordre décroissant de fréquence.

sentant assez fréquemment des acrocécidies dues au *Perrisia ericina* F. Löw; trois Cistes : *Cistus monspeliensis*, *albidus* et *salviæfolius*; *Calycotome spinosa*, *Ulex parviflorus*, *Quercus Ilex* et *coccifera*, *Rhamnus Alaternus*; enfin, çà et là : *Crataegus oxyacantha*, *Phyllirea angustifolia* et *media* (ce dernier très peu fréquent). Un certain nombre de sous-arbrisseaux ou de plantes herbacées y sont abondantes : savoir : *Rosmarinus officinalis* et *Lavandula Stœchas*, *Thymus vulgaris*, *Calluna vulgaris*, *Brachypodium ramosum*, *Briza major*, *Melica ciliata*, *Daphne Gnidium*, *Euphorbia Characias*, *Helychrisum Stœchas*, *Eryngium campestre*, *Helianthemum guttatum*, *Smilax aspera*, *Dianthus prolifer*, *Poterium Sanguisorba*, *Sedum reflexum*, *Teucrium Chamædrys*, *Jasione montana*, *Aira caryophyllea*, *Cynosurus echinatus*, *Andropogon hirtus*, *Asphodelus microcarpus*, *Carlina corymbosa*, *Andryala sinuata*, *Rubus fruticosus*; çà et là, dans les fentes du roc : *Umbilicus pendulinus*; enfin, plus rarement : *Rubia peregrina*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Crepis virens*, *Paeonia peregrina*, et, très rare, localisée sur les rochers ombragés les plus élevés : *Saxifraga hypnoides*; parmi les Fougères : *Pteris aquilina*, *Asplenium Trichomanes* et *Adianthum nigrum*. Au total, comme le montre cette énumération forcément un peu sèche, et comme le fera encore mieux ressortir la comparaison entre la flore de cette station et celle du ravin que nous étudierons plus loin, nous sommes en présence d'un maquis méditerranéen typique, faisant, avec la flore du vallon tout voisin, le plus saisissant contraste.

Cette particularité est encore plus accusée si, au lieu de considérer la composition floristique de cette station, nous portons notre attention sur ses caractères écologiques. La plupart des espèces qui la composent sont des xérophytes typiques dont les divers organes végétatifs, surtout les feuilles, présentent des caractères adaptatifs à la sécheresse bien connus. De plus si, au point où le maquis est le plus touffu, l'ensemble de la végétation est encore assez luxuriante, par contre, dans certaines stations particulièrement arides, comme celle représentée par la photo 2, pl. III, on constate que les divers végétaux, d'ailleurs réduits le plus souvent à trois espèces : *Cistus monspeliensis* et *albidus* et *Lavandula Stœchas*, ne poussent plus qu'à une certaine distance les uns des autres ;

leurs feuilles sont grises et fortement recroquevillées sous l'action de l'intense radiation solaire et de la dessiccation de l'air. Bref ils sont complètement desséchés et leur vie est comme suspendue ou, en tout cas, très ralentie. On croirait que ce sont là les restes d'un feu de brousse.

Aussi avons-nous été amené à rechercher, dans l'influence du climat local, l'origine de ce xérophytisme si accusé et l'explication de la coexistence, dans le voisinage presque immédiat l'une de l'autre, de deux flores aussi différentes que celle de ce maquis et celle du vallon voisin. C'est ainsi que nous avons été conduit à étudier les conditions physiques réalisées dans ces deux sortes de stations, c'est-à-dire pratiquement à en étudier le climat local. Assurément il eût été intéressant à tous égards : soit de laisser des appareils enregistreurs en place dans chacune des stations, pendant toute une année, ou du moins d'y venir faire des mesures analogues à celles que nous allons exposer, au cours des diverses saisons. Dans l'impossibilité où nous nous trouvions de réaliser un pareil programme, il nous a semblé que la meilleure manière de procéder était de concentrer notre attention sur les maxima météorologiques réalisés dans ces deux stations : et, pour cela, de choisir une belle journée sans nuage et, autant que possible, sans vent (ce qui nous a paru d'ailleurs fort rare sous le climat de Banyuls) et de suivre comparativement et simultanément, dans le maquis et dans le ravin, de demi-heure en demi-heure, les variations de la température et de l'état hygrométrique de l'air, ainsi que celle de la température du sol en surface. Cette dernière mesure, en effet, permet de se faire une idée non seulement du réchauffement de la terre où se développent les végétaux : donnée déjà fort intéressante pour l'écologie végétale ; mais encore de l'intensité de la radiation solaire, du moins dans la partie du spectre la moins réfrangible (radiations calorifiques rouges et infra-rouges). Toutes nos mesures de température et d'état hygrométrique ont été faites avec un thermomètre-fronde et un psychromètre-fronde que nous avons fait spécialement construire à cette occasion. D'après ANGOT, en effet, cette manière de procéder est la seule qui soit valable et suffisamment précise en pareil cas. La température pouvait facilement être observée à 0° 2 près. L'état hygrométrique était facilement obtenu en calculu-

lant la différence de température observée entre le thermomètre sec et le thermomètre humide, en utilisant les tables à double entrée établies par ANGOT qui font connaître l'humidité relative pour toutes les différences de température observées entre ces deux thermomètres, en prenant, pour base, le degré observé au thermomètre humide. Enfin pour mesurer la température du sol en surface, nous avons placé un thermomètre horizontal dont le réservoir maintenu à plat contre le sol était recouvert d'une couche de terre aussi mince que possible. Bien entendu, nous avons laissé ce thermomètre ainsi en place pendant toute la durée de nos observations. Les chiffres obtenus nous ont permis d'établir des courbes construites suivant un principe identique pour toutes celles que nous donnons dans ce travail. Nous avons porté, en abscisses, les heures de la journée et, en ordonnées, la température et l'état hygrométrique de l'air ainsi que la température du sol. Sur tous nos graphiques, une division, (soit un demi-centimètre à l'échelle adoptée), représente un intervalle de temps d'une heure ou deux degrés thermiques ou quatre degrés hygrométriques.

La fig. 2 représente la courbe que nous avons obtenue, pour le maquis, au cours d'observations faites par une belle journée sans un nuage, malheureusement un peu troublée par des rafales de vent d'Espagne, le 27 juillet 1933. Ces mesures ont été prises — il importe de le souligner au passage — à une vingtaine de mètres tout au plus de la station adoptée pour celles similaires que nous faisions, le même jour, au fond du ravin. Nos appareils étaient disposés sur le versant aride d'une butte fortement ensoleillée, exactement à l'endroit représenté par la photo 2, pl. III où se trouvaient les Cistes et les Lavandes desséchés sur lesquels nous avons déjà attiré l'attention.

Comme on le voit, la température de l'air, égale à 22° 2, à 7 h. le matin, s'est rapidement élevée jusqu'à 33°, à 13 h. l'après-midi, pour s'abaisser ensuite lentement à 27°, à 18 h. 30, moment où, pour sortir du ravin avant la nuit, nous avons dû abandonner nos observations. De même l'état hygrométrique égal à 45, à 7 h. le matin, s'est rapidement abaissé jusqu'à 30, valeur qu'il conserva pendant une heure : mais à 11 h. il était remonté à 46, puis, après une courte stabilité d'une demi-heure, il s'abaisse rapidement ensuite et, après

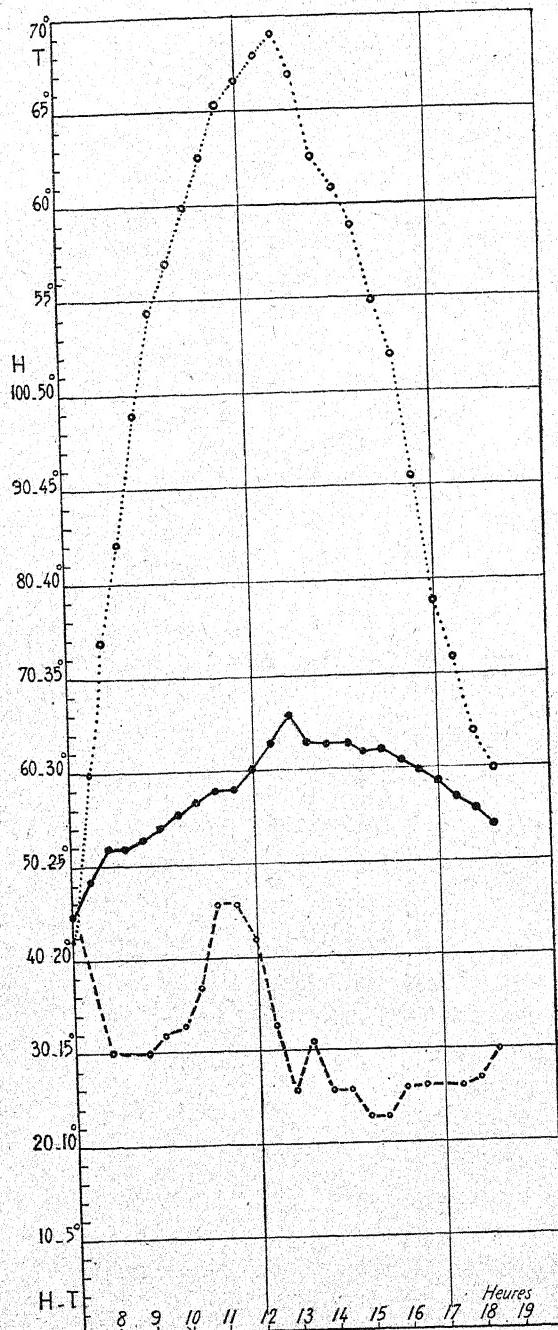


Fig. 2. — Courbes de la température — et de l'état hygrométrique de l'air --- ainsi que de la température du sol ..... observées, de demi-heure en demi-heure, dans le maquis de Pouade, le 27 juillet 1933.

un nouveau petit crochet, il atteignit 23, entre 15 h. et 15 h. 30. A 18 h. 30, il était remonté à 30. Ces irrégularités de la courbe de l'état hygrométrique, qui nous paraissent d'ailleurs caractéristiques du climat de la région de Banyuls, sont évidemment dues aux rafales du vent du Sud, ou « vent d'Espagne » qui, chargé d'humidité, a fait remonter, pendant une demi-heure ou une heure, l'état hygrométrique. Il est également possible que la transpiration, certainement très intense, des végétaux du maquis dans les premières heures de la journée, au début de leur insolation, ainsi que l'évaporation de la rosée contribue au relèvement de l'humidité atmosphérique (1). La courbe qui est à la fois la plus régulière et la plus intéressante est incontestablement celle que nous avons obtenue pour la température du sol en surface qui, égale à 21°, à 7 h. du matin, s'est rapidement et régulièrement élevée jusqu'à 69°, à 13 h. de l'après-midi, pour s'abaisser ensuite non moins rapidement et régulièrement à 30°, à 18 h. 30. De tous les facteurs, en effet, c'est celui qui a été le moins modifié par le vent. Car il nous paraît évident que, sans les rafales du vent du Sud, non seulement la marche de l'état hygrométrique eût été plus régulière, mais encore que le maximum atteint aurait été plus élevé d'au moins 1° ou 2°, pour le premier de ces facteurs, et le minimum plus bas d'un nombre de degrés encore plus appréciable pour le second. En résumé : grands écarts thermiques et hygrométriques, radiation solaire très intense, irrégularité plus ou moins grande dans les variations des facteurs météorologiques, tels sont les caractères essentiels du climat local de ce maquis.

Il nous a paru intéressant de rapprocher ce climat local de celui existant à Banyuls même, au bord de la mer. Assurément il eût été préférable de l'observer le même jour que dans le petit vallon. Ne pouvant être dans deux endroits simultanément, nous avons, en partie, tourné cette difficulté en faisant des observations à Banyuls au cours de diverses journées analogues, c'est-à-dire, sans nuages, puis en choisissant, parmi elles, celle qui, par ses caractères météorologiques, nous paraissait se rapprocher le plus des observations

(1) Sur les rapports entre la respiration des végétaux du maquis méditerranéen et l'état hygrométrique de l'atmosphère, on consultera avec fruit l'intéressant travail de KILLIAN. (Voir INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.)

faites dans le maquis. Celle qui a été retenue (fig. 3) se rapporte au 5 juillet 1933. Nos observations ont été faites au Laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer, sur la terrasse, dominant la mer de 13 m. environ, sur laquelle se trouve le tombeau de LACAZE-DUTHIERS.

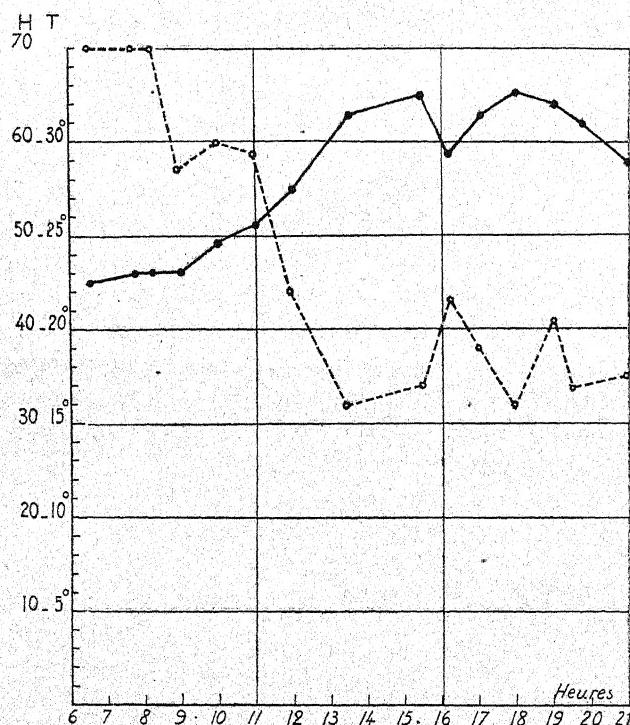


Fig. 3. — Courbes de la température — et de l'état hygrométrique de l'air ---- à Banyuls (Pyrénées-Orientales), au cours d'une belle journée, le 5 juillet 1933.

Malheureusement nous avons négligé de prendre la température du sol en surface.

Il suffit de comparer les fig. 2 et 3 pour constater que les courbes se ressemblent assez. Il y a toutefois une différence importante : l'état hygrométrique est sensiblement plus élevé, (et ceci se retrouve dans la plupart de nos autres courbes), le matin, à Banyuls, que dans le maquis, sans doute par suite de la proxim-

mité immédiate de la mer. Enfin et surtout, dans les deux stations, nous retrouvons la même irrégularité dans les variations des éléments météorologiques qui contraste si fortement avec la régularité caractéristique des belles journées de la zone tempérée. (Comparer les fig. 2 et 3 avec la fig. 6 ci-après.)

## II. — Flore et climat du ravin de Pouade

Ce sont des conditions floristiques et climatiques bien différentes qui sont réalisées au fond de ce ravin. Pour les comprendre, une courte description de cette station, dont les photos 1 et 2, pl. II, la photo 1, pl. III, les photos 1 et 2 pl. V et VI, donnent une bonne idée, nous paraît nécessaire. Ce vallon légèrement tortueux remonte dans la direction et sur les flancs du Pic de la Calme. Sa flore est surtout intéressante dans la partie inférieure, depuis la Grotte de Pouade jusqu'au voisinage et un peu au-dessus des diverses sources qui l'alimentent latéralement. Il est constitué par une série de biefs ou de vasques plus ou moins profondes (0 m. 50 à 1 m. tout au plus), séparées par des dalles rocheuses assez inclinées et très glissantes : ce qui n'en facilite pas l'escalade (photo 1, pl. VI). L'eau s'évaporant progressivement au cours de l'été, ces vasques finissent par former autant de cuvettes dont l'eau réchauffée par le soleil devient croupissante : car elles ne sont plus traversées que par un courant très faible qui doit devenir à peu près nul en Août et en Septembre (photo 2, pl. VI). Naturellement, sur les bords du torrent, les espèces du maquis viennent se mêler avec celles du ravin. Toutefois, sauf dans les endroits où le lit du ruisseau est plat et envahi de gros blocs de pierre, comme le représente la photo 2 pl. IV, les deux flores sont nettement distinctes. On voit alors, au voisinage des *Calycotome spinosa*, de l'*Erica arborea* et des *Lavandula Stachys*, apparaître l'*Erica scoparia* portant de nombreuses acrocécidies dues à *Perrisia Ericæ-scopariæ* Dufour (photo 1, pl. IV), *Calluna vulgaris* et, dans leur voisinage immédiat, au milieu des blocailles, de fortes touffes de *Scirpus Holoschoenus* entre lesquelles se développent des touffes de Fougères : *Athyrium Filix-femina* et même, plus rarement, *Osmunda regalis* (photo 2, pl. IV). Une plante bien caractéristique des bords du ravin est

aussi le *Carex pendula* (photo 1, pl. V). Dans les crevasses des rochers ensoleillés mais non humides, on peut récolter le *Sedum hirsutum*, une des rares plantes communes à la flore du maquis et à celle du ravin. La flore du lit du torrent est constituée par un mélange d'espèces à vaste aire de répartition telles que : *Holcus lanatus*, *Agrostis canina*, *Brunella vulgaris*, *Ranunculus acris*, *Hypochaeris radicata*, *Teucrium Scordonia*, *Rubus fruticosus*, *Trifolium pratense* et *arvense*, *Hedera Helix*, *Plantago lanceolata* et, à un moindre degré : *Viola silvestris*, *Hypericum montanum* et *tetrapterum*, *Salix cinerea*, *Linum catharticum*, *Helleborus foetidus*, *Asperula cynanchica*, *Spiranthes æstivalis*, ou hygrophiles : *Typha latifolia*, localisé plutôt au voisinage des vasques (photo 2, pl. VI), *Juncus Tenageia* et *lamprocarpus*, *Carex extensa*, *Heloscadium nodiflorum*, *Mentha rotundifolia*, *Cyperus longus*. Par contraste, il y a lieu d'ajouter, à cette liste, deux espèces méridionales ou même strictement méditerranéennes : l'*Inula viscosa* et le *Galium maritimum* : et aussi d'attirer l'attention sur quelques plantes peu communes, très caractéristiques de cette station et qu'on ne s'attendrait guère à y rencontrer : *Sagina procumbens*, *Radiola linoides*, *Samolus Valerandi*. Le caractère hygrophile de cette flore est encore bien marqué par la présence de diverses Fougères : *Pteris aquilina*, *Athyrium Filix-femina*, (photo 1, pl. VIII) *Aspidium aculeatum*, *Osmunda regalis* (photo 1, pl. VII) *Blechnum Spicant* (photo 2, pl. VIII) et de nombreuses Muscinées : *Hypnum cupressiforme*, *Eurychium striatum*, *Polytrichum juniperinum*, *Bryum alpinum* (1), *Racomitrium protensum*. La plus abondante de toutes est certainement le *Philonotis fontana* dont les tiges très ramifiées, par suite de la vive insolation de la station, rougeâtres et fortement serrées les unes contre les autres forment des coussinets où se développent des Phanérogames hygrophiles telles que *Mentha rotundifolia*, *Juncus Tenageia* ou *Radiola linoides*, dont c'est ici la station préférée ainsi que de nombreuses germinations d'*Osmonde*. Sur la terre humide, on peut récolter *Fegatella conica* et *Aplozia sphærocarpa* ; dans l'eau : *Alicularia compressa*

(1) Nous avons assez fréquemment observé cette Mousse sur les montagnes des environs de Banyuls ; en particulier, en faisant l'ascension de la Tour Madeloc.

parfois à peine émergée, et aussi *Sphagnum compactum* (1) qui est d'ailleurs très rare. Au contraire, dans les ruisselets coulant en cascade sur les rochers (photo 1, pl. VI), *Fontinalis antipyretica* est fréquent. C'est aussi la station préférée du *Lemanea (Sacheria) rigida* Sirodot dont les filaments jaunes-olivâtres sont très abondants. On remarque également les frondes bulleuses et gélatineuses d'un *Tetraspora* sp. mêlé à un *Calothrix* ainsi que, dans les stations ombragées, le *Phormidium Retzii*. Ajoutons que, sur les rochers, se développent de nombreux Lichens. Encore plus intéressante et inattendue est la flore des quelques sources ou points d'eau que l'on rencontre le long du torrent. Le plus important, représenté par la photo 2 pl. II, est situé sur la rive droite du ruisseau. Entouré par une belle végétation arbusitive composée de *Phyllirea*, de *Quercus Ilex*, *Erica arborea* et d'un vieux pied de Houx, autour desquels s'enlace *Rubia peregrina*, il abrite une fontaine dont l'eau limpide et fraîche a une température constante de 14° et un pH égal à 6,3. En arrière se trouve une concavité naturelle envahie par *Athyrium Filix-femina* (photo 1, pl. VII), auxquelles se mêle le *Phænopus muralis*. La terre toujours fraîche est recouverte, sur de larges espaces, par la même espèce de Mousse : *Fissidens bryoides*. C'est en cette station que nous avons fait les observations météorologiques relatives à ce vallon. Les *Blechnum Spicant* reproduits ici (photo 2, pl. VIII) croissaient au voisinage de cette source, sur les bords ombragés du torrent. On retrouve un autre point d'eau dont la flore est presque aussi hygrophile en remontant, sur une cinquantaine de mètres environ, une dérivation qui débute, sur la rive gauche du torrent, 50 mètres plus haut environ que la source précédente. Ce minuscule affluent prend naissance, en effet, à la base d'une paroi ombragée constamment humectée par des suintements d'eau persistants dont la photo 2, pl. VII fait connaître la flore. On y retrouve le Blechnum et l'Osmonde et, de plus: *Polytrichum commune*, *Pellia epiphylla* et *Alicularia compressa*, déjà signalée dans l'eau du torrent, et qui, par suite des conditions écologiques particulières

(1) Nous avons en vain recherché, en 1933, ces Sphaignes dont nous avions pourtant rapporté des échantillons en 1932. Faut-il supposer qu'elles aient été emportées par les crues orageuses qui doivent raviner de temps à autre le lit de ce torrent ? Ou bien n'avons-nous pas su les retrouver ?

de la station : forte humidité, et, par moment, radiation solaire intense, présente ici surtout une vive coloration rouge-grenat due à l'adsorption, par la lamelle moyenne des cellules du limbe des feuilles, de la tige et des rhizoides, d'un pigment auquel nous venons de consacrer un récent travail.

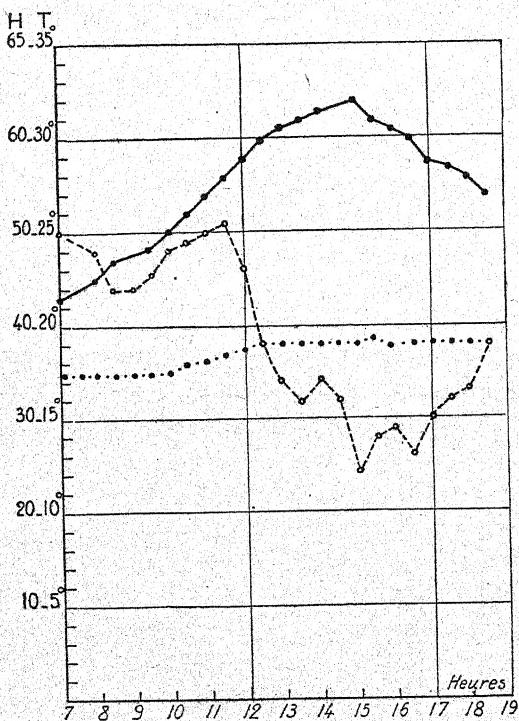


Fig. 4. — Courbes de la température — et de l'état hygrométrique de l'air ---- ainsi que de la température du sol ..... observées, de demi-heure en demi-heure, au fond du ravin de Pouade, le 27 juillet 1933. (Comparer avec la fig. 2.)

Si maintenant, comme pour le maquis, au lieu de porter notre attention sur la composition floristique de cette station, nous considérons ses caractères écologiques, nous constatons qu'en dehors des espèces ubiquistes assez nombreuses et des deux plantes méridionales que nous y avons rencontrées, les plantes qui la composent sont caractéristiques des stations humides (se reporter à la liste

précédente) ou présentent les caractères adaptatifs à la vie aquatique bien connus. Tel est le cas des Juncs, des Carex et de l'*Helosciadium*, ainsi que des Sphaignes. Nous ferons également remarquer que la plupart des espèces sont de petite taille : on se rend aisément compte, sur place, qu'elles se trouvent ici à l'extrême limite des conditions physiques compatibles avec leur existence. Ceci est vrai surtout pour deux Fougères : le *Blechnum Spicant* (fig 2, pl. VIII) dont les frondes, souvent stériles, ne dépassent guère 10 cm. de longueur, quelquefois moins, et l'*Osmunda regalis* (fig. 1, pl. VII) à tige toujours très courte, parfois presque nulle, alors qu'en Bretagne, par exemple, la même espèce atteint, si elle ne dépasse, la hauteur de l'homme.

Aussi, comme précédemment, avons-nous été conduit à rechercher, dans le climat local, l'explication de la présence et des caractères d'une telle flore qu'on ne s'attendrait guère à trouver en plein maquis, dans les Pyrénées-Orientales. Nous avons choisi, pour nos observations, la concavité naturelle située en arrière du point d'eau le plus inférieur : et, le même jour, au même moment et suivant la même technique que dans le maquis, M. J. FELDMANN a bien voulu nous aider à mesurer, de demi-heure en demi-heure, la température et l'état hygrométrique de l'air ainsi que la température du sol.

La fig. 4 montre les courbes ainsi obtenues. La température de l'air égale à 21° 5, à 7 h. du matin, s'est élevée lentement et régulièrement jusqu'à 32°, valeur atteinte seulement à 15 h. le soir, pour diminuer ensuite presque insensiblement : si bien qu'à 18 h. 30, moment où nous avons dû interrompre nos observations, elle atteignait encore 27°. L'état hygrométrique égal à 50, à 7 h. du matin, s'est d'abord abaissé jusqu'à 44, entre 8 h. 30 et 9 h., pour monter ensuite à 51, à 11 h. 30, et atteindre ainsi une valeur légèrement supérieure à celle trouvée le matin ; puis il redescend brusquement et, après un nouveau petit crochet, il atteint 24, à 15 h., en même temps que se produit le maximum thermique. Après un nouveau crochet dû au vent, comme les précédents, il remonte à 38, à 18 h. 30. Mais le facteur le plus intéressant à considérer est certainement la température du sol. Égale à 17° 2, à 7 h. du matin, elle s'est très lentement et insensiblement élevée seulement à 19° 2,

à 15 h. 30, pour s'abaisser simplement ensuite de 0°5 : puisqu'elle était encore égale à 19°, à 18 h. 30. Autrement dit, à l'inverse de ce que nous avons constaté dans le maquis, elle n'a presque pas varié : ce qui s'explique par le fait que le sol de cette station, étant très humide, s'échauffe moins et plus lentement. De plus il est à peu près constamment à l'abri de la radiation solaire directe. Au total : réchauffement de l'air plus lent et plus régulier ; dessication de l'atmosphère également plus lente : donc humidité moyenne plus grande ;

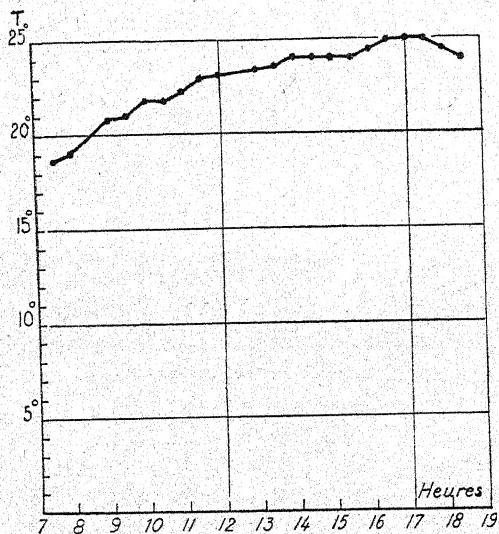


Fig. 5. — Courbe de la température de l'eau du torrent de Pouade, le 27 juillet 1933.

radiation solaire très faible : tels sont les caractères du climat local de ce ravin (1).

Nous avons également pris, de demi-heure en demi-heure, la température de l'eau du torrent : ce qui nous a permis de construire la courbe (fig. 5). Cette température égale à 18° 6, à 7 h. 30

(1) Naturellement nous avons choisi là un cas extrême : certains endroits du ravin, moins humides et moins ombragés, se rapprocheraient davantage du maquis. Toutefois, entre ces deux stations, subsiste toujours une différence très nette dans les conditions physiques et qui se maintient dans le sens que nous indiquons.

du matin, s'est élevée jusqu'à 25°, à 16 h. 30, valeur qu'elle a conservée pendant une heure pour commencer à décroître très lentement : puisqu'elle était encore égale à 24°, à 18 h. 30. Cette élévation de

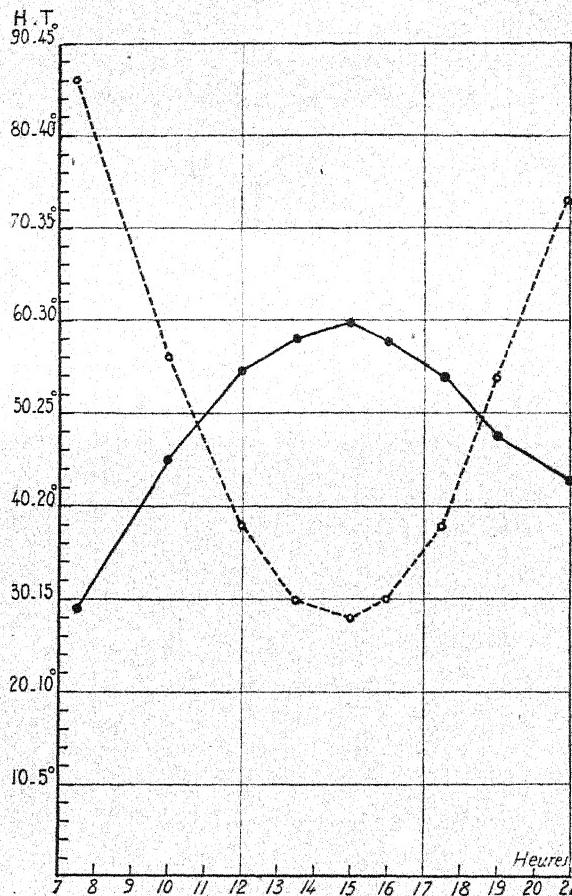


Fig. 6. — Courbes de la température — et de l'état hygrométrique de l'air ---- au cours d'une belle journée, à Laval (Mayenne), le 28 Août 1933.

température est relativement considérable si on tient compte de la grande chaleur spécifique de l'eau et aussi du refroidissement apporté par les petites sources situées sur les bords du torrent et dont la température très constante est égale à 14°. Elle est due à

l'échauffement de l'eau sur ces rochers de teinte foncée dont la température en surface atteint au moins celle que nous avons observée pour le sol en surface, soit 69°, et sans doute plus.

Il était naturellement intéressant de rapprocher ce climat local de celui d'une région où l'on rencontre, plus ou moins normalement et abondamment, les végétaux que nous venons de signaler. A toutes fins utiles, nous donnons ici (fig. 6), pour la température et l'état hygrométrique de l'air, une courbe résultant d'observations continues faites au cours d'une belle journée, sans un nuage au ciel, au-dessus d'une pelouse, dans un jardin, à Laval (Mayenne). On voit que la température de l'air égale à 14° 5, à 7 h. 30 du matin, s'est élevée très régulièrement jusqu'à 30°, à 15 h., pour s'abaisser non moins régulièrement à 21° 5, à 21 h. Inversement l'état hygrométrique égal à 86, à 7 h. 30, s'est abaissé régulièrement jusqu'à 28, à 15 h., pour remonter à 73, à 21 h. Cette courbe est surtout intéressante parce qu'elle met bien en évidence la régularité dans la marche des éléments météorologiques au cours d'une belle journée dans la région tempérée. Car, autrement, vu l'époque un peu éloignée — (un mois d'intervalle) — où les observations ont pu être relevées, et aussi la différence dans les stations botaniques auxquelles elle se rapporte, nous ne nous dissimulons pas les critiques que l'on pourrait adresser à une telle comparaison. Si donc nous faisons ce rapprochement, qui nous a paru curieux, c'est à titre purement documentaire.

### III. — Comparaison entre les deux stations.

Il nous reste maintenant à comparer la flore et le climat de ces deux stations et à en tirer les conséquences qui s'imposent.

Soulignons d'abord que cette comparaison, en particulier en ce qui concerne le nombre des espèces observées, ne vaut que pour la période de l'année où nos observations ont été faites : c'est-à-dire pour les mois de Juin et de Juillet. Or l'évolution de la végétation est très rapide sous le climat méditerranéen : et la plupart des espèces vernales avaient alors disparu principalement dans le maquis.

Ces réserves faites, on remarquera en premier lieu que le nombre des espèces végétales est plus faible dans le maquis, où nous en avons récolté 46 seulement, que dans le ravin où nous en avons observé 63 (non compris les Cryptogames n'ayant pu être déterminées spécifiquement). Ensuite, nous constatons qu'en dehors de quelques espèces plus ou moins ubiquistes, telles que : *Crataegus Oxyacantha*, *Rubus fruticosus*, *Poterium Sanguisorba*, *Sedum reflexum*, *Jasione montana*, *Crepis virens*, *Calluna vulgaris*, *Pteris aquilina*, *Asplenium Trichomanes*, *A. Adianthum-nigrum*, et, à un moindre degré : *Dianthus prolixus*, *Eryngium campestre*, *Teucrium Chamœdrys*, la plupart des espèces sont, au moins, méridionales : *Paeonia peregrina*, *Cistus salviaefolius*, *Rhamnus Alaternus*, *Saxifraga hypnoides*, *Carlina corymbosa*, *Andryala sinuata*, *Helichrysum Stoechas*, *Thymus vulgaris*, *Lavandula Stoechas*, *Daphne Gnidium*, *Euphorbia Characias*, *Quercus Ilex*, *Phyllirea angustifolia* et *media*, *Smilax aspera*, *Erica arborea*, *Melica ciliata*, *Cynosurus echinatus*, *Andropogon hirtus* (1), ou même exclusivement méditerranéennes : *Cistus albidus* et, à un moindre degré, *C. monspeliensis*, *Ulex parviflorus*, *Calycotome spinosa*, *Rosmarinus officinalis*, *Quercus coccifera*, *Asphodelus microcarpus*, *Brachypodium ramosum* et *Briza major*. Le caractère méridional et même méditerranéen du maquis banyulenc est donc très accusé. Il est encore souligné par les adaptations écologiques à la sécheresse de la plupart de ces végétaux. Aussi ne faut-il pas s'étonner qu'il n'y ait à peu près aucune espèce commune aux deux stations.

Enfin la plupart de ces végétaux sont très communs : en tout cas, il n'y a pas une seule plante rare pour la région, à l'exception de *Saxifraga hypnoides* et de *Paeonia peregrina*, espèces d'ailleurs montagnardes.

Au contraire, la flore du vallon renferme un bon nombre d'espèces à vaste répartition telle que : *Ranunculus acris*, *Viola silvestris*, *Rubus fruticosus*, *Hedera Helix*, *Helosciadium nodiflorum*,

(1) Il est curieux de constater que la plupart de ces espèces, surtout répandues dans la région méditerranéenne et croissant aussi, là et là, dans les stations les plus xérothermiques du Sud du Massif central ou au pied des Pyrénées, peuvent remonter le long du littoral de l'Océan, à la faveur de la douceur du climat, jusqu'au Sud de la Loire, parfois même encore plus haut, le long des côtes bretonnes.

*Hypochœris radicata*, *Ilex aquifolium*, *Lotus uliginosus*, *Trifolium pratense* et *arvense*, *Mentha rotundifolia*, *Brunella vulgaris*, *Plantago lanceolata*, *Salix cinerea*, *Juncus lamprocarpus* et *Tenagezia*, *Typha latifolia*, *Holcus lanatus*, *Pteris aquilina*, *Asplenium Adiantum nigrum*; ou, en tout cas, répandues dans toute la France : *Hypericum montanum* et *tetrapterum*; *Linum catharticum*, *Asperula cynanchica*, *Calluna vulgaris*. Très peu d'espèces sont méridionales : *Galium maritimum*, *Inula viscosa* et aussi *Scirpus Holoschoenus* et, à un moindre degré, *Cyperus longus*. La plupart des autres espèces, répandues dans la région tempérée ou dans celle des forêts, parfois même dans les zones subalpine ou alpine sont, au contraire, rares ou presque nulles dans la région méditerranéenne : *Radiola linoides*, *Carex pendula*, *Blechnum Spicant*, *Osmunda regalis*, et, parmi les Muscinées : *Rhacomitrium protensum*, *Polytrichum commune*, *Aplozia sphærocarpa*, *Alicularia compressa*, *Sphagnum compactum* sont des exemples particulièrement caractéristiques (1). Ces espèces, absentes ou très localisées dans cette région, ne se rencontrent guère, du moins en grande abondance, que dans les régions montagneuses ou dans le Massif armoricain. Leur affinités montagnardes ou atlantiques ne nous paraissent guère douteuses.

Rappelons enfin les adaptations écologiques au milieu aquatique d'un certain nombre d'espèces.

Ces différences si profondes entre ces deux stations que nous avons fait constamment ressortir au cours de ce travail, nous paraissent s'expliquer par la diversité des conditions physiques dans lesquelles les plantes du maquis et celles du ravin sont amenées à se développer (2). Si nous comparons les deux graphiques qui les résument (fig. 2 et 4), nous voyons que, de tous les facteurs envisagés,

(1) Déjà JEANBERNAT et RENAUD dans leur travail, remarquable à tous égards, sur la Bryo-géographie des Pyrénées, avaient déjà signalé que quelques rares espèces silvatiques dont le *Bryum alpinum* et le *Philonotis fontana* qui existent dans le ravin de Pouade descendaient dans la région des oliviers, dans le chaînon granitique des Albères, au fond des gorges étroites ou le long des ruisseaux. Par ailleurs la descente des espèces des régions supérieures (alpine et subalpine) le long des torrents est un fait bien connu.

(2) Nous partageons entièrement l'opinion de D.-A. TIRS, lorsqu'il conclut ainsi son étude des zones altitudinales de végétation, dans les Pyrénées-Orientales : « L'influence du climat local et de l'altitude y a la prépondérance sur les qualités physico-chimiques du sol. »

c'est la température du sol qui semble jouer le principal rôle. Sujette à une élévation considérable dans le maquis (elle dépasse certainement 70° au cours de certains jours d'été), elle est au contraire très faible (18° en moyenne) et presque constante dans le ravin. En d'autres termes, la radiation calorifique (et aussi la radiation chimique : ces deux facteurs étant étroitement liés dans les conditions naturelles), atteint chaque jour une valeur considérable dans le maquis : elle demeure, au contraire, constamment faible dans le ravin. Le second facteur est certainement l'état hygrométrique. Le fait apparaîtrait beaucoup plus nettement encore sur nos courbes, si, comme nous l'avons précédemment expliqué, celles-ci n'avaient été un peu troublées par le vent. L'état hygrométrique est toujours plus élevé et s'abaisse plus lentement dans le ravin que dans le maquis. M. MAIRE a bien voulu aussi nous faire savoir qu'à son avis, la teneur en eau du sol que nous n'avons pas mesurée, mais qui est certainement beaucoup plus forte dans le ravin que dans le maquis, doit également avoir une action prépondérante sur la répartition de ces végétaux. Par contre le facteur dont le rôle semble le moins important de tous, contrairement à ce que l'on aurait pu penser *a priori* : c'est la température de l'air. Sans doute celle-ci est sujette à des variations plus lentes dans le ravin que dans le maquis : l'optimum quotidien y est atteint le plus souvent une ou deux heures plus tard. Il ne semble cependant pas être sensiblement différent dans les deux stations : la sécheresse de l'atmosphère est une caractéristique du climat méditerranéen au moins aussi importante — si ce n'est plus — que l'élévation moyenne de la température de l'air.

### CONCLUSIONS

Il n'est point facile, en principe, de condenser des recherches de géographie botanique et, encore moins, d'en tirer des conclusions précises et originales. Néanmoins nous croyons pouvoir résumer ainsi nos observations.

1° On peut rencontrer, dans les Pyrénées-Orientales, sur les flancs des Albères recouverts d'une flore méditerranéenne aux caractères méridionaux très accusés, un vallon dont la flore hygro-

phile se rapproche au contraire de celle des régions tempérées et même comprend quelques espèces dont les affinités atlantiques ou montagnardes nous paraissent certaines.

2<sup>o</sup> Cette coexistence de deux flores ordinairement éloignées en latitude, ou en altitude, nous paraît s'expliquer par le climat local caractéristique de chacune de ces deux stations. Alors que la radiation solaire et la dessiccation de l'atmosphère atteignent, chaque jour, une valeur élevée dans le maquis, au contraire, dans le ravin, la température du sol en surface est presque constante et l'état hygrométrique, plus élevé, varie aussi moins lentement. La teneur en eau du sol est également beaucoup plus faible dans le maquis que dans le ravin.

3<sup>o</sup> Nous croyons que les causes actuelles suffisent à expliquer les différences floristiques constatées. La persistance de cette flore tempérée, au sein d'une flore méditerranéenne, est à rapprocher du maintien, plusieurs fois signalé, de flores montagnardes dans les régions de plaine, ou encore de la présence de flores glaciaires dans la région inférieure des montagnes. L'explication nous paraît être la même dans les deux cas : c'est la grande chaleur spécifique de l'eau qui, en régularisant fortement le climat local, permet ces apparentes et toujours curieuses anomalies.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

Nous ne nous proposons pas de donner ici la liste complète de tous les travaux, d'ailleurs très nombreux, parus sur la flore des Pyrénées-Orientales. On trouvera d'ailleurs une bonne bibliographie dans GAUSSEN. Nous nous bornons à citer ici ceux que nous avons consultés ou qui se rapportent directement au présent travail.

ANGOT (Alfred). — Instructions météorologiques. 1 vol. VI-183 p. et 33 fig. Paris, Gauthier-Villars, 1918.

BONNIER (Gaston). — Flore complète portative de la France et de la Suisse. 1 vol. 425 p., 5.338 fig. Paris, Orlhac. (Sans date).

BONNIER (Gaston). — Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique, 12 vol., 721 pl. Paris, Orlhac. (En cours de publication.)

BOULAY (Abbé). — Etudes sur la distribution géographique des Mousses en France au point de vue des principes et des faits. 1 vol. in-8°, 259 p. Paris, 1877.

BOULAY (Abbé). — Muscinées de la France. Première partie : Mousses. — Deuxième partie : Hépatiques. 2 vol. in-8°. Paris, F. Savy, 1884 et Kliencksieck, 1904.

COMPANYO (Dr L.). — Histoire Naturelle du département des Pyrénées-Orientales. 3 vol. Perpignan, 1861-1864.

COSTE (Abbé H.). — Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes avec une introduction sur la flore et la végétation de la France accompagnée d'une carte col. par Ch. Flahault. 3 vol., 4.534 fig. Paris, Kliencksieck, 1901-1906.

DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — Sur la coloration des membranes d'une Hépatique (*Alicularia compressa*) par adsorption d'un pigment rouge. (*C. R. Soc. de Biol.* T. CXIII, 1934, p.)

DOUIN (Ch.). — Nouvelle flore des Mousses et des Hépatiques pour la détermination facile des espèces. 1 vol., 186 p., 1.288 fig. Paris. (Sans date).

FLAHAUT (Ch.). — Essai d'une carte botanique et forestière de la France. *Ann. de Géogr.*, T. VI, 1897, p. 289-312 et une cart. col.

GADECEAU (Emile). — Rapport sur une excursion faite à Port-Vendres, le 9 Juillet, et dirigée par M. le Dr Louis Companyo. (*Bull. Soc. bot. de Fr., Sess. extraord. à Prades-Montlouis Juillet 872*), T. XIX, p. CXXX — CXXXI, 1872.

GAUSSEN (H.). — Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. (*Bull. de la Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, T.LIV, 1926, 564 p., XXXII pl. et 2 cartes).

GAUSSIN (H.). — Documents pour la carte des productions végétales. Végétation des Albères orientales. (*Bull. de la Soc. d'Hist. Nat. de Toulouse*, T. LIII, 1925, p. 197-237 et 1 carte col.)

GAUTIER (Gaston). — Catalogue raisonné de la flore des Pyrénées-Orientales. Introduction par Ch. FLAHAULT. 1 vol., 550 p. (Publication de la Soc. Agr., Sc. et Litt. des Pyrénées-Orientales.) Perpignan. (Sans date).

HUSNOT (T.). — *Muscologia gallica*. Descriptions et figures des Mousses de France et des contrées voisines. 2 vol. X-458 p. et CXXIII pl. Chez l'Auteur, 1884-1894.

HUSNOT (T.). — *Hepaticologia gallica*. Flore analytique et descriptive des Hépatiques de France et de Belgique, 1 vol. 102 p. et 13 pl. Chez l'Auteur, 1875-1881.

HUSNOT (T.). — *Sphagnologia europea*. Descriptions et figures des Sphaignes de l'Europe. Chez l'Auteur. 1 vol. 15 p. et 4 pl.

JEANBERNAT (Dr) et RENAUD (F.). — Bryo-géographie des Pyrénées. (*Mém. de la Soc. Nat. des Sc. Nat. et Math. de Cherbourg*, T. XXV, 1887, p. 1-194.)

JEANBERNAT (Dr) et RENAUD (F.). — Guide du bryologue dans la chaîne des Pyrénées et le S.-W. de la France. (*Rev. de Bot., Bull. de la Soc. française de Botanique*), T. II, III et V., 1885 et sqq.

KILLIAN (Ch.). — Recherches écologiques sur les fluctuations saisonnières de la transpiration chez les végétaux du climat méditerranéen. (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, T. 78, 1931, p. 460-501 et T. 79, 1932, p. 185-220).

LAURENT (L.). — Contribution à l'étude de la Végétation des Bouches-du-Rhône. Les Cistes (*Le Chêne*, N° 36, 1933, 36 p. et 11 fig.).

MARTINET (Dr). — Banyuls-sur-Mer. Histoire naturelle, Ethnographie, Climatologie. Paris, 1883.

SORRE (Maximilien). — Les Pyrénées méditerranéennes. Etude de géographie biologique. 1 vol., 508 p. 41 fig. 11 pl. et 1 cart. col. Paris, Armand Colin, 1913.

SORRE (M.). — Les Pyrénées. 1 vol., 216 p., 13 fig. et III pl. Paris, A. Colin, 3<sup>e</sup> éd., 1933.

TITS (D.-A.). — Les zones altitudinales de végétation dans les Pyrénées-Orientales. (*Bull. Soc. roy. de Bot. de Belgique*, T. LVII, p. 31-50, 1925.)

On pourra encore consulter avec fruit les comptes-rendus d'herborisation de la Session extraordinaire de la Société Botanique de France à Collioure, en 1891, insérés dans le *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, T. XXXVIII, 1891, p. LXXX-CXIV et, plus spécialement, ceux du Dr PONS, de L. GALAVIELLE et de J. CASTANIER, ainsi que :

Carte géologique de la France au 1/80.000<sup>e</sup>, feuille de Céret, n° 2584.

## LÉGENDE DES PLANCHES

---

### PLANCHE II

Photo 1. — Le ravin de Pouade ; de part et d'autre du ravin : le maquis.

Photo 2. — Vue d'ensemble d'un des points d'eau. On reconnaît : *Quercus Ilex*, quelques *Phyllirea*, *Erica arborea*, et un vieux pied d'*Ilex aquifolium*.  
A l'arrière-plan, le maquis.

### PLANCHE III

Photo 1. — Le lit du torrent de Pouade et, à l'arrière-plan, le Pic de la Cahne.  
Remarquer, sur la roche nue, les touffes de Joncs et de Mousses.

Photo 2. — Végétation xéophyte du maquis : *Cistus monspeliensis* et *albidus* : au premier plan, *Lavandula Stœchas*. — Remarquer l'enroulement des feuilles de Cistes et l'aspect desséché de la végétation. (C'est en cette station qu'ont été faites les observations météorologiques relatives au maquis).

### PLANCHE IV

Photo 1. — Végétation du maquis humide au bord du torrent : *Erica arborea*, *E. scoparia* et *Calycotome spinosa*. Remarquer les nombreuses acrocécies de l'*Erica scoparia* dues à *Perrisia Ericae-scopariae* Dufour.

Photo 2. — Végétation hygrophile du lit du torrent : *Erica scoparia*, *Scirpus Holoschenus*, *Athyrium Filix-femina* et *Osmunda regalis*.

### PLANCHE V

Photo 1. — Végétation des flancs du ravin de Pouade : *Carex pendula*, *Erica scoparia* et *arborea*.

Photo 2. — Végétation des coussinets de Mousses (*Philonotis fontana*) du torrent : avec *Mentha aquatica* et *Juncus Tenageia* ; germinations d'*Osmunda regalis* ; à droite : touffe de *Radiola linoides*.

### PLANCHE VI

Photo 1. — Ruisselet et vasque du torrent : *Agrostis* divers, *Calluna vulgaris*, *Inula viscosa*, *Scirpus Holoschenus*, *Juncus Tenageia* et *Mentha rotundifolia*.

Photo 2. — Une des vasques du torrent : sur les bords, *Typha latifolia* et *Scirpus Holoschenus*.

## PLANCHE VII

Photo 1. — *Osmunda regalis* à l'ombre d'un rocher surplombant dans une des cascades du torrent.

Photo 2. — Végétation des parois ombragées et suintantes du ravin : *Blechnum Spicant*, *Osmunda regalis*, *Polytrichum commune*, *Pellia epiphylla*.

## PLANCHE VIII

Photo 1. — *Athyrium Filix-femina* au voisinage d'un des points d'eau. (C'est en cette station qu'ont été faites les observations météorologiques relatives au ravin).

Photo 2. — *Blechnum Spicant* sur les bords ombragés du torrent.

# ÉTUDE BIOCHIMIQUE DE *BACTERIUM XYLINUM*

par Mlle COZIC

(Suite)

## § 2. — Hydrogénéation des lactones glucoheptoniques en glucoheptitols.

Nous avons vu que les lactones glucoheptoniques étaient en quelque sorte la forme stable des acides correspondants. Par réduction, le groupe carboxyl des acides additionne deux atomes d'hydrogène et se transforme en fonction aldéhyde. La réduction se fait par l'amalgame de sodium (FISCHER, 1889, [2] [6] 1890) en solution faiblement acide ; si la solution s'alcalinise, il se produit des isomérisations internes (FISCHER, [4] 1890).

L'aldose obtenue est réduite en polyalcool ; cette seconde hydrogénéation peut se faire en milieu légèrement alcalin.

a) Hydrogénéation de la lactone glucoheptonique  $\alpha$  en glucoheptitol  $\alpha$ .

Nous avons utilisé la même méthode que G. NITZBERG pour transformer la lactone  $\alpha$  en heptitol  $\alpha$ .

Les propriétés du glucoheptitol  $\alpha$  sont celles qu'indique G. NITZBERG.

b) Hydrogénéation de la lactone glucoheptonique  $\beta$  en glucoheptitol  $\beta$ .

### 1<sup>o</sup> Transformation et cristallisation.

La réduction de la lactone en heptitol se fait par l'amalgame de Na à 2,5 % en solution nettement acide au début de la réaction et qu'on laisse s'alcaliniser légèrement vers la fin.

L'amalgame est préparé avec un soin particulier, il est en effet nécessaire d'éviter toute trace de métal étranger, la moindre impureté ayant l'effet le plus néfaste sur la marche de la réaction.

Le Hg est lavé successivement à l'eau, à l'acide sulfurique, à l'eau, à l'acide nitrique dilué, à l'eau, à l'alcool, filtré entre chaque lavage sur un entonnoir à douille capillaire et finalement distillé dans le vide dans l'appareil de Gorey. (Nous devons cependant noter que nous avons utilisé, dans la suite des opérations, une baguette de fer et un couteau d'acier. Nous ne croyons pas que cela nuise à l'activité de l'amalgame.) On peut utiliser avec intérêt, le procédé de purification indiqué par J. CORBIÈRE.

On pèse 4875 gr. du mercure ainsi purifié dans un creuset de terre réfractaire et on chauffe en remuant jusqu'à 50 - 60°. Il ne faut pas que la température soit, ni inférieure à 50°, car la combinaison ne se ferait pas facilement, ni supérieure à 60°, car il y aurait alors des projections d'amalgame au moment de la déflagration produite par l'introduction du sodium.

125 gr. de Na soigneusement débarrassés de toutes parties oxydées, et découpés en cubes de 2 cm d'arête, sont conservés dans du pétrole jusqu'au dernier moment, puis séchés sur du papier filtre.

On laisse tomber rapidement un morceau dans le creuset, on recouvre et on remue vigoureusement à l'aide d'une forte baguette de fer après avoir entendu crépiter le sodium.

L'opération provoquant un dégagement de vapeurs nocives, il faut prendre la précaution de travailler sous une hotte à fort tirage.

Une fois les 125 gr. introduits, on laisse refroidir jusqu'à cessation du bouillonnement. Puis on verse dans une grande cuvette à photographie, on couvre et on attend que l'amalgame prenne l'état pâteux. On coupe alors avec un couteau d'acier et on laisse solidifier. Les morceaux d'amalgame de sodium sont conservés dans un flacon de verre à large ouverture.

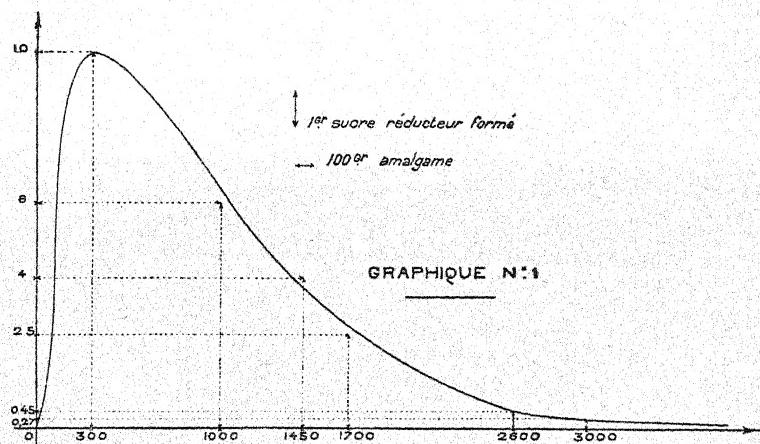
On prépare aussi une solution d'acide sulfurique à 350 gr. par litre, destinée à neutraliser la soude formée par la décomposition de l'amalgame, et on détermine la correspondance de la solution acide à l'amalgame utilisé. Soit  $n$  cc pour 50 gr. d'amalgame.

Il est bon d'opérer la réduction en solution aussi concentrée

que possible ; d'autre part la réaction doit se faire aux environs de 0° pour éviter des transpositions moléculaires ; aussi, tenant compte de la solubilité de la lactone, 40 % à 20°, nous avons travaillé sur une solution à 20 %.

10 gr. de lactone sont dissous dans 50 cc d'eau dans un flacon d'un litre à large ouverture. Afin d'éviter toute perte de matière due à l'entraînement par l'hydrogène dégagé, un tube à boule traverse le bouchon obturant le flacon.

Le tout est placé dans un mélange réfrigérant de glace et de sel et on attend que la solidification se fasse avant de commencer l'opération.



On acidifie par  $2n$  cc d'acide puis on ajoute 50 gr d'amalgame pulvérisé et on agite vigoureusement pour activer la décomposition de ce dernier.

Quand elle est terminée, on introduit de nouveau  $n$  cc d'acide puis 50 gr. d'amalgame et ainsi de suite.

Nous avons étudié soigneusement la marche de l'opération en faisant des dosages de sucre réducteur.

Comme nous ne recherchions pas un chiffre exact, mais un ordre de grandeur et qu'il y avait intérêt à opérer rapidement, voici la méthode de dosage employée :

On porte à l'ébullition 1 cc de liqueur cupro-alcaline et on

ajoute la solution sucrée goutte à goutte en faisant bien bouillir ; (les sucres en C<sup>7</sup> réduisent moins facilement que les sucres en C<sup>6</sup> et de plus le sulfate de sodium présent gêne encore la réduction.)

Nous avons résumé cette étude dans le graphique ci-dessus.

Le pouvoir réducteur de la solution, d'abord nul, croît rapidement et est en général maximum après addition de 300 gr. d'amalgame. Presque toute la lactone est alors transformée en heptose. Mais on n'a pas intérêt à isoler celui-ci car il est incristallisable, et il vaut mieux poursuivre directement la transformation d'heptose en heptitol. En général, cette dernière opération est virtuellement terminée après addition de 2 à 3 kgr d'amalgame.

En fait il y a un peu d'heptose résiduel et il est impossible d'arriver à une transformation parfaite (1).

Le mercure est décanté et lavé à l'acide sulfurique dilué, puis à l'eau.

Le sulfate de sodium, essoré, est lavé à l'alcool à 60° chaud. S'il contient encore du sucre réducteur, on le dissout dans la plus petite quantité d'eau possible et on le précipite de nouveau par l'alcool.

Tous les liquides réunis sont partiellement concentrés, puis neutralisés exactement à la soude et additionnés d'alcool fort, afin d'obtenir un mélange alcoolique de titre 60° favorable à la précipitation du sulfate de sodium. On agite vigoureusement et on laisse déposer le sel qui précipite. Le lendemain, après essorage, on lave le sel à l'alcool à 60° et on concentre à sirop clair.

Ce sirop d'heptitol versé dans une capsule cristallise rapidement. On essore et on lave les cristaux comme d'habitude et on conserve les eaux de lavage concentrées à l'état sirupeux.

Le sucre ainsi obtenu est encore un peu souillé de sulfate de sodium. Pour se débarrasser de celui-ci, on fait bouillir 20 gr. avec 200 cc d'alcool à 80°, au réfrigérant ascendant, pendant une demi-

(1) Pour faciliter l'agitation, on peut décanter le Hg au cours de l'opération.

Ne jamais interrompre le travail avant que la transformation d'heptose en heptitol soit bien avancée.

Ne jamais abandonner en milieu alcalin ou neutre, mais très nettement acide.

L'agitation peut être faite à la machine, il y a cependant intérêt à opérer à la main jusqu'à la possession parfaite de la marche de l'hydrogénéation.

heure. Après décantation et filtration, on verse la liqueur alcoolique dans le ballon et on fait une nouvelle digestion. Trois opérations suffisent à entraîner tout le sucre.

On a maintenant des cristaux purs qu'on essore et un liquide saturé de sucre, contenant, non seulement de l'heptitol, mais de l'heptose qu'il est assez délicat de séparer.

Nous nous sommes basé sur la propriété du premier de donner un acétal cristallisé avec l'aldéhyde benzoïque alors que le second en est incapable.

2<sup>e</sup> — *Cristallisation du sirop de β glucoheptitol par passage par l'acétal.*

C'est une règle générale que les alcools de sucre se condensent avec la benzaldéhyde en donnant des acétals bien cristallisés (FISCHER, 1894, 1896, MEUNIER, 1891). Les alcools sont facilement régénérés à partir des acétals par hydrolyse à l'aide des acides dilués.

A 100 gr. de sirop de β heptitol très épais on ajoute 60 cc d'acide sulfurique à 50 % en volume, en délayant soigneusement afin d'avoir une solution parfaitement homogène. Le tout est introduit dans un flacon de 500 cc à large ouverture et additionné de 50 gr d'aldéhyde benzoïque. Le flacon, soigneusement bouché est agité vigoureusement pendant 15 minutes environ (Plus le sirop est impur, plus longue doit être la durée d'agitation). La réaction se dévoile par un dégagement exothermique, puis peu à peu, on voit le liquide s'épaissir, s'empâter, couler avec de plus en plus de difficulté le long des parois du flacon, former de petits grumeaux, puis cristalliser. Par repos, le tout prend en masse.

Le lendemain l'acétal est extrait du flacon et soigneusement broyé. Quand la pâte est homogène, on la délaye avec environ 300 cc d'eau. La pâte, bien fluide, est rapidement versée sur un buchner et essorée. On lave ainsi trois ou quatre fois et, si le chlorure de baryum décèle encore la présence d'acide sulfurique dans le liquide d'essorage, on fait deux lavages à l'alcool à 60°. — Toutes les eaux de lavage sont mises de côté et traitées séparément.

L'aldéhyde benzoïque donne trois acétals avec l'heptitol : chaque acétal existe sous deux formes, et l'alcool fait gonfler considérablement la forme gélatineuse, ce dont il faut se méfier en essorant.

L'acétal (280 gr.) est introduit dans un ballon d'un litre, additionné de 100 cc d'alcool à 95°, 10 cc d'acide sulfurique au 1/2 et 50 gr d'aldéhyde benzoïque. Le ballon est adapté sur un appareil à entraînement par la vapeur d'eau. L'acide dilué décompose l'acétal et l'heptitol demeure dans la solution sulfurique, avec des traces d'acide benzoïque, cependant que l'alcool et l'aldéhyde benzoïque sont entraînés.

Pour se débarrasser de l'impureté on épouse par l'éther qui dissout très facilement l'acide benzoïque. Quatre traitements de 250 cc dans une ampoule à décantation suffisent mais il faut agiter très lentement, car la solution a grande tendance à s'émulsionner.

La solution sulfurique de sucre est neutralisée à la craie qui précipite l'acide sulfurique. Le précipité de sulfate de calcium est soigneusement lavé et broyé trois fois, les eaux de lavage sont alors parfaitement claires; tous les liquides réunis sont concentrés à un volume de 100 cc.

A cette solution sucrée on ajoute un volume égal d'alcool à 95°, on agite soigneusement et vigoureusement et on laisse déposer le faible précipité de sulfate de calcium qu'on essore le lendemain. Puis ce précipité est lavé deux fois avec de l'alcool à 50 %. On concentre à sirop le liquide filtré et les eaux de lavage.

Aux 40 gr. de sirop ainsi obtenus on ajoute 30 cc d'eau et 200 cc d'alcool fort, on fait bouillir 30 minutes avec un réfrigérant ascendant, et on filtre chaud le liquide clair dans un autre ballon, où se produit une belle cristallisation. Le lendemain on décante le liquide sur le sirop, et on fait trois traitements identiques.

Les cristaux sont extraits du ballon, broyés avec de l'alcool à 85° puis essorés et mis à sécher dans le vide.

Les eaux d'essorage et de lavage sont concentrées au quart de leur volume et additionnées peu à peu d'alcool à 95° jusqu'à l'apparition d'un trouble.

Le liquide abandonné deux jours a laissé déposer des gouttelettes de sirop. On a décanté dans un autre ballon et amorcé par un germe d'heptitol. La cristallisation avait commencé dès le lendemain et s'est accrue à chaque addition de 5 cc d'alcool à 95°, par 24 heures jusqu'à concurrence de 50 cc.

Les eaux d'essorage et de lavage de l'acétal sont partiellement

concentrées et traitées à l'éther pour les débarrasser de l'acide benzoïque qu'elles peuvent contenir, puis neutralisées au carbonate de calcium. Les eaux d'essorage et de lavage du précipité de sulfate de calcium sont concentrées jusqu'à sirop (50 gr), et quatre traitements avec 300 cc d'alcool à 85° sont nécessaires pour extraire le sucre. Les solutions alcooliques réunies sont concentrées à l'état de sirop et transformées en acétal comme précédemment et ainsi de suite jusqu'à épuisement de l'heptitol.

Les résidus renferment alors très peu d'heptose que la suite des opérations précédentes a presque entièrement détruit, et de l'heptonate de sodium. Pour récupérer celui-ci, on dose l'alcalinité des cendres, on neutralise à l'acide sulfurique et on précipite le sulfate de sodium par l'alcool.

Les points de fusion de l'heptitol bien cristallisé de premier jet et de l'heptitol après acétal sont identiques, de même que les pouvoirs rotatoires.

### 3° — Essai de cristallisation du $\beta$ glucoheptose et propriétés.

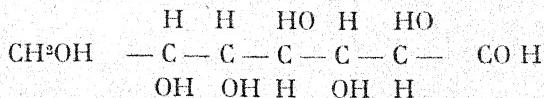
Le sirop est versé dans un ballon, on ajoute 250 cc d'alcool à 95° et on fait bouillir avec un réfrigérant ascendant pendant 1/2 heure. On laisse reposer 24 heures dans le ballon, puis on décante dans un matras.

On renouvelle cette opération avec de l'alcool à 95°. Puis 5 fois avec de l'alcool à 85° (on dilue le sirop dans la quantité calculée d'eau et on ajoute de l'alcool à 95°).

Les matras 8 et 9 proviennent d'épuisements identiques effectués avec de l'alcool à 73°.

Les neuf matras laissés au souterrain pendant un mois n'ont pas cristallisé.

On a ajouté alors 50 cc d'accétone pour 250 cc. de liquide dans chaque matras, mais rien n'a cristallisé.



Le  $\beta$  glucoheptose est un sirop faiblement lévogyre.

Son pouvoir réducteur est environ 60 % de celui du glucose. Il est fermentescible.

4<sup>e</sup> Propriétés du  $\beta$  glucoheptitol.

Préparé pour la 1<sup>re</sup> fois par PHILIPPE, le glucoheptitol cristallise en petites tablettes rectangulaires, pouvant aisément former des amas étoilés assez gros. Ces cristaux sont durs et nullement hygroscopiques.

*Point de fusion.* — L'heptitol fond à 128°-129°. PHILIPPE donne les chiffres de 130° - 131° et WHERRY 128° - 129°.

*Solubilité.* — La solubilité dans l'eau froide est de 50 % environ ; elle augmente beaucoup avec la température. La matière dissoute en excès cristallise immédiatement par refroidissement.

Elle est presque insoluble dans l'alcool froid et très peu dans l'alcool absolu bouillant (2 % environ).

*Pouvoir rotatoire.* — Le  $\beta$  glucoheptitol est, contrairement à son isomère  $\alpha$ , actif sur la lumière polarisée.

La solution à 5 pour 100 dans un tube de 50 cm donne une rotation de  $\alpha = + 11'$  pour  $\theta = 10^\circ$  donc

$$[\alpha_D] 10^\circ = 44'$$

Par addition de borax, 5 % de borax dans une solution à 10 %, la solution de  $\beta$  glucoheptitol devient lévogyre  $\alpha = - 50'$

*Constitution.* — La constitution résulte de sa préparation ainsi que de l'inactivité par symétrie interne de son isomère l' $\alpha$  glucoheptitol.

*Dérivés du  $\beta$  glucoheptitol.* — PHILIPPE a préparé l'ester heptacétique et l'ester heptabenzoïque, l'acétal tribenzoïque et l'acétal formique.

Nous avons déjà exposé la méthode que nous avons utilisé pour préparer l'acétal benzoïque.

Comme nous l'avons dit, Gabriel BERTRAND (thèse) a montré qu'on obtient des mélanges d'acétal, mélanges de composition variable suivant les conditions expérimentales. Il est donc vain d'essayer de déterminer les constantes des combinaisons benzaldéhydiques.

*Poids moléculaire de l'heptitol  $\beta$* 

Nous avons utilisé la cryoscopie pour vérifier le poids moléculaire de l'heptitol, nous avons toujours obtenu un chiffre inférieur à celui de 210 exigé par la théorie, mais l'écart est faible et de l'ordre de grandeur des écarts déjà constatés dans la détermination

des poids moléculaires de maints polyalcools (MAQUENNE, G. NITZBERG).

Expérience N°	I	II	III	IV
Point de congélation de la solution d'heptitol	— 0,395	— 0,38	— 0,38	— 0,3
Point de congélation de l'eau bidistillée employée à la dissolution de l'heptitol	— 0,22	— 0,22	— 0,22	— 0,22
Abaissement du point de congélation	0,175	0,16	0,16	0,16

Le premier donne le résultat de 187 mais les trois autres, parfaitement identiques, donnent 204.

### § 3. — Oxydation du $\beta$ glucoheptitol par *B. xylinum*.

#### a) — Obtention d'un sucre cétonique.

D'après la règle de G. BERTRAND, *B. xylinum* doit oxyder le  $\beta$  glucoheptitol.

La fonction alcool secondaire attaquée doit se transformer en fonction cétone. On passera ainsi d'un sucre non réducteur à un sucre réducteur. Pour vérifier l'exactitude de l'hypothèse, il suffit d'utiliser le  $\beta$  glucoheptitol comme substance nutritive d'un bouillon de levure et, après croissance, de vérifier la réaction de ce bouillon vis-à-vis de la liqueur de Fehling.

A partir d'une jeune souche très oxydante, nous ensemençons un petit matras à culture de 50 cc contenant 150 mg d'heptitol dissous dans 5 cc de bouillon de levure à 5 % d'extrait sec.

Placée dans une étuve à 28° (température optimum pour *B. xylinum*) la culture part très rapidement et 13 jours plus tard on décèle la présence d'une grande quantité de sucre réducteur : la bactérie du sorbose oxyde bien le  $\beta$  glucoheptitol.

Il nous reste maintenant à préparer le nouveau sucre en quantité suffisante pour l'étudier. Il faut déterminer tout d'abord la concentration d'heptitol optimum et la durée d'oxydation la plus favorable.

On ensemence préalablement un pied de cuve : 5 cc de bouillon de levure, plus 150 mg. d'heptitol. La culture est « partie »

en quelques jours, et, à partir de cette souche jeune et active, nous avons ensemencé, à raison de 1/10 cc par matras, 12 petits matras à culture à fond très large et contenant :

Les matras	1,2,3,	une solution d'heptitol à 1 %	
—	4,5,6,	—	2 —
—	7,8,9,	—	3 —
—	10,11,12	—	4 —

Après 13 jours, on arrête l'oxydation des matras : 1,4, 7 et 9 et on dose le sucre réducteur formé de la façon suivante : on donne 3 bouillons à la culture et on décante le liquide dans une fiole conique tarée ; on lave à l'eau chaude la zooglée dans le matras et on décante les eaux de lavage jusqu'à concurrence d'un poids total de 20 grammes. On opère alors un dosage de sucre par la méthode de Bertrand.

Nous avons déterminé le sucre réducteur formé en glucose et nous l'avons évalué en nous basant sur le fait que le pouvoir réducteur des sucres en C<sup>7</sup> est en général 88 % de celui du glucose.

Après 23 jours on dose de même le sucre réducteur dans les matras 2,5,8 et 11 et après quarante-quatre jours d'oxydation dans les derniers matras.

Les résultats de cette étude sont exposés dans les graphiques pages 59 et 60.

On voit que les concentrations les plus favorables sont celles de 3 et 4 % et que la durée d'oxydation ne doit pas dépasser un certain temps, variable avec la concentration en sucre.

En effet la bactérie, après avoir oxydé l'heptitol s'attaque à la cétose produite par cette oxydation, la transforme en gaz carbonique, eau et des corps indéterminés.

Nous basant sur ces résultats nous avons ensemencé 14 matras de deux litres contenant chacun 70 cc d'un bouillon d'heptitol à 3 % soit 2,10 g. par matras ; 30 mg. par centimètre cube.

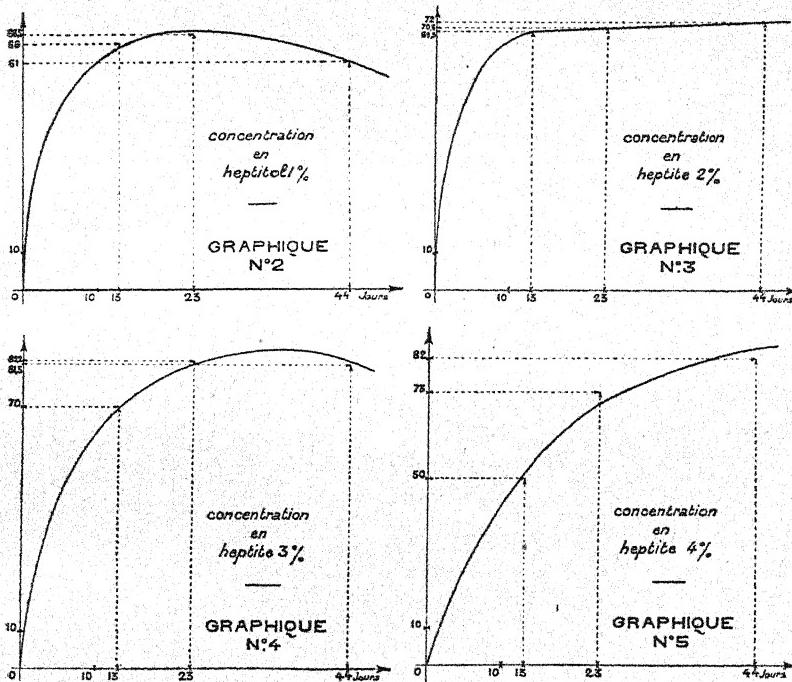
Voici les résultats :

Concentration .....	.....	3 %
Volume de solution par matras .....	.....	70 cc <sup>3</sup>
Durée moyenne d'action .....	.....	21 jours
Rendement moyen .....	.....	44 %

De plus, nous avions ensemencé les quatorze matras par des quantités différentes de pied de cuve variant de 1/20 de centimètre cube à 1 centimètre cube ; dans l'un d'eux nous avons même

introduit une zooglée déjà formée, et nous avons pu voir que plus est faible la quantité de germe introduite, mieux la culture marche plus vite et plus complètement.

Comme on le voit dans le tableau 6 nous avons obtenu ainsi : de 25 à 100 % de sucre réduit et un chiffre dérisoire : 15 % pour le



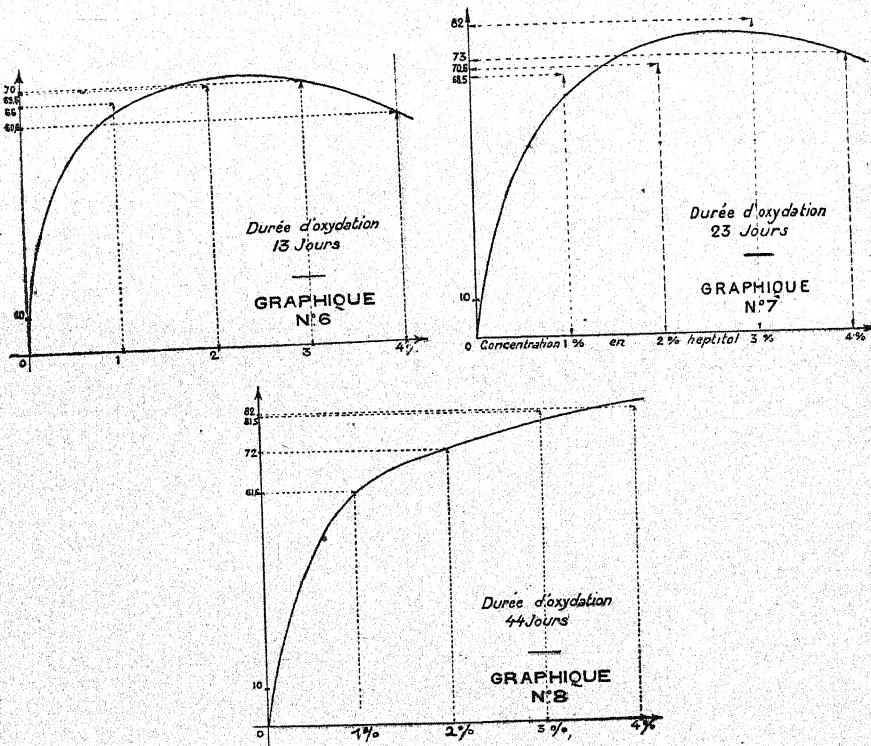
Graphiques exprimant le sucre réducteur formé par croissance de *Bacterium xylinum* sur le  $\beta$ -glucoheptitol (1) en fonction du temps, aux concentrations 1, 2, 3, et 4 %.

matras ensemencé par un fragment de zooglée. Nous avions ensemencé également dix matras identiques contenant 140 cc soit une hauteur deux fois plus grande de liquide ; dans ces conditions les rendements ont été très mauvais : la couche de liquide était trop épaisse pour permettre une bonne oxydation de l'heptitol. (1<sup>re</sup> série).

(1) « ol » est la nouvelle terminaison des alcools, les heptites-alcools sont donc devenus des heptitols.

*Extraction de l'heptitol.* — Dans chaque matras la solution est additionnée de 250 cc d'alcool à 90° et on fait bouillir le tout. Ceci a pour but de permettre une séparation plus aisée de la zooglée.

On filtre sur buchner (sans papier). On fait bouillir la zooglée plusieurs fois avec de l'eau distillée et toutes les eaux de lavage sont réunies.



Graphiques exprimant le sucre réducteur formé par croissance de *Bacterium xylinum* sur le  $\beta$  glucohexitol en fonction de la concentration, après 13, 23 et 44 jours.

La solution est distillée dans le vide pour chasser l'alcool, puis défécquée par l'acétate de plomb (nous avons préparé nous-mêmes l'acétate de plomb utilisé.) On filtre sur buchner, le précipité est soigneusement lavé, et on précipite l'excès d'acétate de plomb dans la solution par l'hydrogène sulfure.

On concentre le liquide jusqu'à sirop clair, on verse dans une

Tableau 6.

Quantité de fond de cuve employée pour l'ensemencement	Durée d'oxydation	Quantité de sucre réducteur formé
1/20 de cc. ....	24 jours	99 %
1/20 —	22 —	77 —
1/20 —	15 —	77 —
1/10 —	27 —	71 —
1/10 —	22 —	65 —
1/10 —	28 —	57 —
1/5 —	24 —	42 —
1/5 —	20 —	39 —
1/5 —	23 —	32 —
1/2 —	27 —	30 —
1/2 —	15 —	30 —
1/2 —	15 —	25 —
—	20 —	20 —
zooglée .....	20 —	15 —

capsule tarée et on poursuit l'évaporation dans le vide sulfurique.

La solution cristallise très facilement, mais les cristaux qu'on obtient ainsi sont uniquement des cristaux d'heptitol.

Dans la première série de cultures nous avons ainsi récupéré seulement 10 gr. sur 60 gr. d'heptitol introduit et 20 gr. de sirop soit 50 % ont disparu, corroborant ainsi nos prévisions d'oxydation imparfaite. Dans la deuxième série 20 % seulement ont disparu.

Les eaux de lavage d'heptitol sont jointes au sirop d'essorage et sur 0 gr. 2 on fait un dosage d'alcalinité des cendres avec une solution de  $\text{SO}_4\text{H}_2\text{N}/1.000$ . Nous savons ainsi quelle quantité de sucre se trouve à l'état de combinaison et on détruit celle-ci par la quantité exactement nécessaire d'acide sulfurique.

La solution concentrée, on précipite le sulfate de potassium par l'alcool. Le sel essoré est lavé et toutes les solutions (d'essorage et de lavage) réunies, sont concentrées à l'état de sirop clair que l'on abandonne à cristalliser. Mais on obtient encore cette fois uniquement des cristaux d'heptitol. Après séparation complète des derniers résidus d'heptitol, nous nous sommes efforcé de réaliser la cristallisation du sirop de sucre réducteur.

Nous avons utilisé de nombreux solvants, en particulier l'alcool éthylique, l'alcool méthylique, l'acide acétique, le cyclohexanol, la cyclohexanone, mais sans aboutir à aucun résultat ; même en opérant à basse température. Nous nous sommes efforcé aussi d'obtenir la cristallisation du sirop en utilisant diverses amores, mais là aussi nos essais furent vains.

b) Réactions colorées du sucre réducteur, du  $\beta$  glucoheptitol et du  $\beta$  glucoheptose.

Le sucre réducteur obtenu n'étant pas parfaitement pur, le sirop de ce sucre est un peu coloré en brun et, pour effectuer les réactions colorées, nous avons dû utiliser un moyen détourné :

Nous avons employé du  $\beta$  glucoheptitol récupéré des cultures de *Bacterium xylinum* et bien cristallisé, mais encore imprégné de sucre réducteur.

De crainte que l'heptitol ne masque les réactions de l'heptose, nous avons effectué comparativement toutes les réactions colorées avec de l'heptitol pur.

Afin que ces réactions soient comparables entre elles, toutes ont été faites en ajoutant à 0,5 cc d'une solution aqueuse contenant 1 % de sucre (heptose, heptitol, sucre réducteur) 2 cc d'acide chlorhydrique concentré dans les essais I, IV, V, VI, 2 cc d'acide chlorhydrique concentré + 2 cc d'eau dans les essais II et III et 0,1 ou 0,2 cc d'une solution aqueuse ou alcoolique de réactif (sauf les essais I et II faits avec les réactifs cristallisés).

Nous attirons l'attention sur le fait que la réaction de Seliwanoff des sucres cétoniques est positive dans le cas du sucre réducteur.

RÉACTIONS COLORÉES DU SUCRE RÉDUCTEUR,  
DU  $\beta$  GLUCOHEPTITOL ET DU  $\beta$  GLUCOHEPTOSE  
 $\beta$  glucoheptose. |  $\beta$  glucoheptitol | Sucre réducteur

## I. — ORCINE (QUELQUES CRISTAUX) A FEU NU

	après 1 à 2 minutes	
Solution rose, rose violet puis précipité bleu.	Solution rose très pâle.	Solution rose violet puis précipité bleu
Solution surnageante violette.	après 24 heures Solution rose très pâle.	Solution surnageante jaune rouge.

## II. RÉSORCINE (QUELQUES CRISTAUX) A FEU NU

	Réaction de Sélivanoff après 1 à 2 minutes	
Rose, rouge sang, jaune.	Incolore.	Rose, rouge cerise, rouge brun, précipité formé rapidement et brun foncé, réaction positive.

## III. — RÉSORCINE (0,2 sol. alcool au B. M.)

	après 1 à 2 minutes	
Rose puis violet.	Mauve. on laisse refroidir	Jaune vert.
Rose violet, léger précipité.	Mauve.	Jaune vert, précipité.

## IV. — PHLOROGLUCINE (0,1 alcool au B. M.)

	Après 1 à 2 minutes	
Solution rose, orangée, précipité noir abondant.	Jaune clair.	Jaune clair. Jaune orangé, brun, pas de précipité.

## V. — PHLOROGLUCINE (0,2 sol. alcool à froid)

	Après quelques secondes	
Jaune clair.	Après 24 heures	(à suivre.)

# LE DÉVELOPPEMENT DES ALGUES ET LA RÉFRANGIBILITÉ DE LA LUMIÈRE

par M. E.-C. TEODORESCO

(Suite)

---

Pour enrayer les erreurs qué pourraient causer les substances organiques assimilables de la gélose, j'ai effectué également un certain nombre de cultures dans des solutions minérales exemptes de substances organiques (Knop à 1/10) ou bien sur plaques de porcelaine dégourdie, imprégnées de solutions minérales. Les résultats obtenus ont été toujours identiques à ceux observés sur la gélose imbibée de solutions minérales.

La plupart des Algues en culture pure m'ont été fournies aimablement par Mlle T. RAYSS et par mon collègue J. GRINTZESCO ; je me fais un plaisir de leur adresser tous mes remerciements.

J'ai effectué quelques milliers de cultures ; les expériences sont donc en assez grand nombre pour pouvoir en tirer des conclusions certaines.

Il est évident que les résultats des expériences n'ont de valeur que si l'on tient suffisamment compte des principaux facteurs environnants ; il faut maintenir autant que possible constants les facteurs capables de varier d'une manière notable pendant la durée des observations. BRACKETT et JOHNSTON (1) remarquent avec raison que beaucoup des résultats confus et contradictoires, rapportés dans certains Mémoires, proviennent de ce qu'on a négligé de remplir cette condition indispensable.

(1) F. S. BRACKETT and EARL S. JOHNSTON, The fonctions of radiations int he Physiology of plants, *Smithsonian Miscellaneous Collections*, vol. 87 N° 13, 1932.

*Importance de l'analyse quantitative des radiations.*

En principe, lorsqu'on cherche les effets de deux ou plusieurs sortes de radiations qui traversent les écrans colorés, *il faut que les quantités d'énergie lumineuse soient, autant que possible, égales*. Cependant, il ne faut pas exagérer l'importance de ce facteur, car nous ne savons pas encore déterminer, d'une manière précise, les quantités de diverses radiations *absorbées par l'organisme* que nous étudions.

M. DANGEARD a cultivé ses Algues non seulement aux lumières filtrées à travers les écrans colorés de WRATTEN, mais aussi en les exposant dans les diverses régions d'un spectre et « la question a été résolue par l'étude de la végétation des Chlorelles et du *Scedesmus acutus* dans les cuves de culture de nos spectrographes » (1). Les résultats obtenus par ce savant ont été les mêmes que dans les expériences avec les pellicules colorées de WRATTEN, c'est-à-dire qu'à la lumière *bleu-violette* de son spectre, les Algues se comportèrent *comme à l'obscurité complète*. Les cultures effectuées aux radiations d'un spectre sont plus intéressantes parce que, dans ces conditions, il est possible de se rendre compte encore plus facilement des intensités lumineuses auxquelles ont été exposées ses plantes ; d'après cet auteur, le spectroscope à prisme de quartz dont il s'est servi « fournit un spectre assez voisin du *spectre normal* ; comme d'autre part ce spectre est très condensé, il atteint dans toutes ses parties un degré d'intensité qu'aucun des physiologistes... n'avait jamais osé envisager pour ses expériences » (2). Je n'insiste pas sur le procédé employé par M. DANGEARD pour apprécier les intensités lumineuses des diverses régions de son spectre ; je me permettrai toutefois d'attirer l'attention sur les faits suivants. Les constantes, aussi bien de la lampe de Nernst que celles du prisme de quartz sont bien connues. En ce qui concerne la distribution quantitative des radiations dans le *spectre normal* du filament de Nernst, pour les longueurs d'onde comprises entre 0,449 microns et 9,090 microns, nous possédons les données de COBLENTZ (3) ; d'ailleurs pour les lon-

(1) P. A. DANGEARD, l. c., p. 375.

(2) P. A. DANGEARD, l. c., p. 375-376.

(3) COBLENTZ, *Bull. of the Bureau of Standards*, vol. 9, 1913, p. 108, fig. 58, Tables III. — *Tables annuelles de constantes et données numériques de Chimie, de Physique et de Technologie*, vol. III, 1914, p. 132.

gueurs d'onde comprises entre 0,450 microns et 0,670 microns, le filament de Nernst possède la même intensité qu'une lampe au tungstène consommant 1,2 watt par bougie. Je reproduis, dans le Tableau I, les valeurs obtenues par COBLENTZ.

TABLEAU I

LONGUEURS D'ONDES EN MICRONS.	ÉNERGIE ÉMISE PAR LE FILAMENT NERNST.
0,449	7,6
0,466	10,8
0,485	15,2
0,506	20,4
0,530	29,0
0,558	40,4
0,589	59,0
0,606	73,0
0,646	103,2
0,697	151,5
0,757	213,6

TABLEAU II

LONGUEURS D'ONDES EN MICRONS.	ÉNERGIE ÉMISE A 2.200°
0,400	$9,90 \times 10^2$
0,450	$3,40 \times 10^3$
0,455	$3,77 \times 10^3$
0,500	$8,48 \times 10^3$
0,550	$1,72 \times 10^4$
0,600	$2,90 \times 10^4$
0,650	$4,59 \times 10^4$
0,675	$5,52 \times 10^4$
0,700	$6,42 \times 10^4$

La courbe de la fig. 2, construite avec ces données numériques, montre d'une manière encore plus claire la distribution de l'énergie dans le spectre de la lampe de Nernst. Mais on obtient les mêmes

valeurs au moyen de la formule de PLANCK (1), en identifiant le rayonnement du filament de Nernst avec celui du « corps noir » à 2.200° abs. Voici les valeurs de l'énergie émise, exprimées en  $\frac{\text{watt}}{\text{cm}^3}$  (Tableau II).

La courbe de la fig. 3 a été tracée avec les données du Tableau II

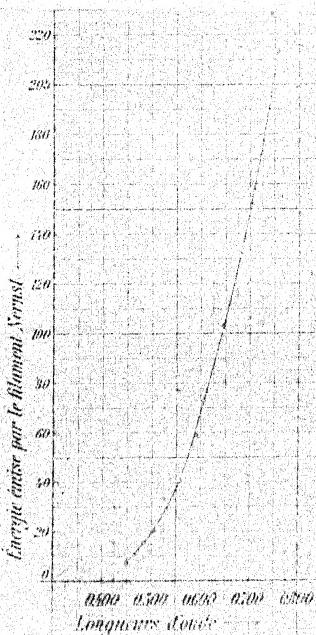


Fig. 2. — Distribution de l'énergie lumineuse dans le spectre du filament de Nernst d'après Coblenz.

Si l'on compare les deux tableaux I et II et les deux figures 2 et 3, on constate que la quantité de radiation émise par le filament de

(1) Ce calcul a été fait par mon collègue G. ATHANASIU, maître des conférences de physique à l'université de Cluj : je le prie d'agrérer mes plus vifs remerciements. — Voir également LUMMER O. et E. PRINGSHEIM, *Verhandl. der deutsch. physik. Gesellsch.*, Bd. II, 1901, p. 36 et G. ATHANASIU, Contributions à l'étude des actinomètres électro-chimiques, thèse de Paris, 1925, p. 81-82 et *Annales de Physique*, 1925, p. 396-397.

Nernst pour la longueur d'onde 0,675 microns, par exemple (lumière rouge), est 14,2 fois plus grande que celle de la radiation bleu-indigo pour la longueur d'onde 0,455 microns ; cette quantité est 14,6 fois plus grande pour les émissions du « corps noir ».

D'autre part, la différence entre les quantités de la lumière rouge et de la lumière bleue augmente encore à cause de la disper-

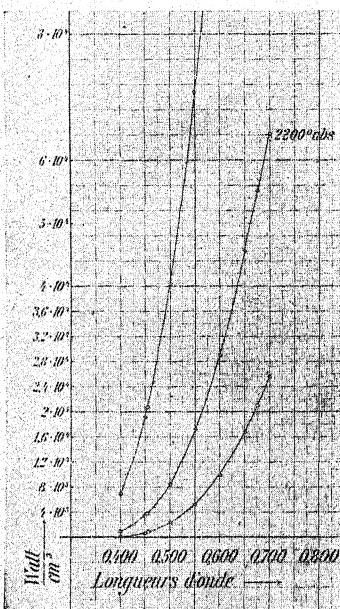


Fig. 3. — Distribution de l'énergie lumineuse dans le spectre du filament de Nernst ; valeurs calculées d'après la formule de Planck.

sion du prisme de quartz employé ; cette dispersion est assez grande pour que l'on ne soit pas autorisé à affirmer « qu'on est avec ce spectrographe dans les conditions assez voisines du spectre normal » ; en effet, pour un prisme de quartz de  $60^\circ$ , la dispersion est 2,7 fois plus grande pour les radiations de 0,455 microns que pour les radiations de 0,675 microns ; par conséquent, dans le spectre obtenu avec la lumière du filament de Nernst et du prisme de quartz dont on vient de parler, la quantité d'énergie lumineuse est  $14,4 \times 2,7 = 38,8$

fois plus grande dans le rouge de 0,675 microns que dans le bleu-indigo de 0,455 microns. On s'explique maintenant les résultats énoncés par cet auteur ; l'absence de développement des Algues dans la région bleu-violette de son spectre *est due à une intensité trop faible des radiations.*

Afin d'éviter cet inconvénient, je me suis efforcé d'améliorer encore davantage la méthode de culture, en ce qui concerne les quantités de lumières auxquelles j'ai exposé mes Algues.

Dans mes nombreuses expériences, je me suis servi de plusieurs sortes d'écrans colorés ; d'autre part, la mesure quantitative des radiations transmises par ces écrans a été effectuée soit par la méthode *spectrophotométrique*, soit à l'aide d'une pile thermo-électrique d'Adam Hilger et d'un *galvanomètre de Paschen*.

Je divise mes expériences en plusieurs catégories, suivant la nature des écrans utilisés, leur épaisseur relative et suivant la quantité des radiations que recevaient les cultures.

### III. PREMIÈRE CATÉGORIE D'EXPÉRIENCES

*Écrans colorés de Schott ; mesure spectrophotométrique de la quantité de lumière transmise ; correction des valeurs obtenues par rapport à l'émission spectrale de la lampe au tungstène.*

Le plus grand nombre des expériences ont été faites avec les verres colorés de Schott. Dans les derniers temps, les verres colorés de la Maison Schott se sont imposés de plus en plus dans les recherches sur l'influence de la réfrangibilité des radiations (1). Ces verres présentent sur les autres écrans colorés les avantages suivants : *a)* le mélange du verre et de la matière colorante est très soigneusement étudié et préparé ; *b)* les couleurs employées sont très stables ; *c)* puisque les plaques sont découpées à la scie dans un bloc, on peut obtenir des plaques de n'importe quelle épaisseur, suivant les besoins ; *d)* les surfaces sont parfaitement parallèles et bien polies ; *e)* enfin ces verres ont été scrupuleusement analysés au point

(1) NUERNBERG E. et H. G. DU BUY, Ueber Methoden zur Analyse von Wachstumerscheinungen, *Rec. trav. bot. néerl.*, t. 27, 1930, p. 417. J. BUDER, Ueber die photometrische Empfindlichkeit von *Phycomyces* für verschiedene Spektralgebiete, *Beiträge z. Biologie der Pflanzen*, Bd. XIX, 1932, p. 420.

de vue spectrophotométrique dans les laboratoires de Physique des établissements Schott. Les tableaux qui accompagnent chaque sorte de verre donnent les transparencies pour les diverses radiations depuis 281 m  $\mu$  jusqu'à 3.000 m  $\mu$ . Les mesures ont été effectuées avec des appareils de précision et une approximation de  $\pm 0,02$  de la quantité d'énergie traversée. On s'est servi pour ces mesures d'un spectrophotomètre en quartz pour la région ultraviolette, d'un photomètre de Glan pour le spectre visible et d'un spectromètre à miroir de Zeiss pour l'infrarouge (1). Comme les carreaux commandés pourraient ne pas avoir exactement l'épaisseur voulue, mais présenter de petites différences, on peut contrôler ou faire contrôler encore une fois les mesures spectrophotométriques. J'ai fait préparer, par la Maison Schott, de Iéna, des verres colorés ayant les épaisseurs suivantes :

Pour la lumière rouge, le verre rouge R G 2 ayant 0,6 millimètre d'épaisseur.
verte N° 1 — vert V G 1 — 1,2 — — —
— — — N° 2 — — V G 1 — 2 — — —
— — bleue — bleu B G 4 — 3 — — —
— — totale — gris clair N' G 5 — 1 — — —

Les verres dont je me suis servi étaient des carreaux de 150 millimètres de côté ; la qualité et la quantité des radiations transmises par ces écrans ont été mesurées avec une approximation de 0,02 ; les laboratoires de Physique de Schott ont effectué les mesures pour une épaisseur de 1 millimètre ; comme l'épaisseur de mes écrans variait de 0,6 à 3 millimètres, j'ai calculé la transmission d'après la formule :

$$\log V = x \log D,$$

où  $D$  est la transmission pour une épaisseur d'un millimètre,  $V$  la transmission pour l'épaisseur cherchée  $x$ . Pour m'assurer si les données de SCHOTT sont exactes, j'ai envoyé mes verres colorés aux laboratoires d'essais physiques de la physikalisch-technische Reichsanstalt de Berlin pour être examinés encore une fois et vérifier les valeurs obtenues en me basant sur les mesures de SCHOTT. Les résultats obtenus qui ne diffèrent que très peu de ceux de la Maison Schott, sont indiqués dans le Tableau III et par les courbes

(1), SCHOTT, Liste der Farbgläser N° 4213. — Geiger u. Scheel, Handbuch d. Physik, Bd. XIX, 1928, p. 431.

de la fig. 4. Les nombres représentent les quantités de radiation transmises pour 100 de radiation incidente.

Comme on le voit par le Tableau III et les tracés de la fig. 4,

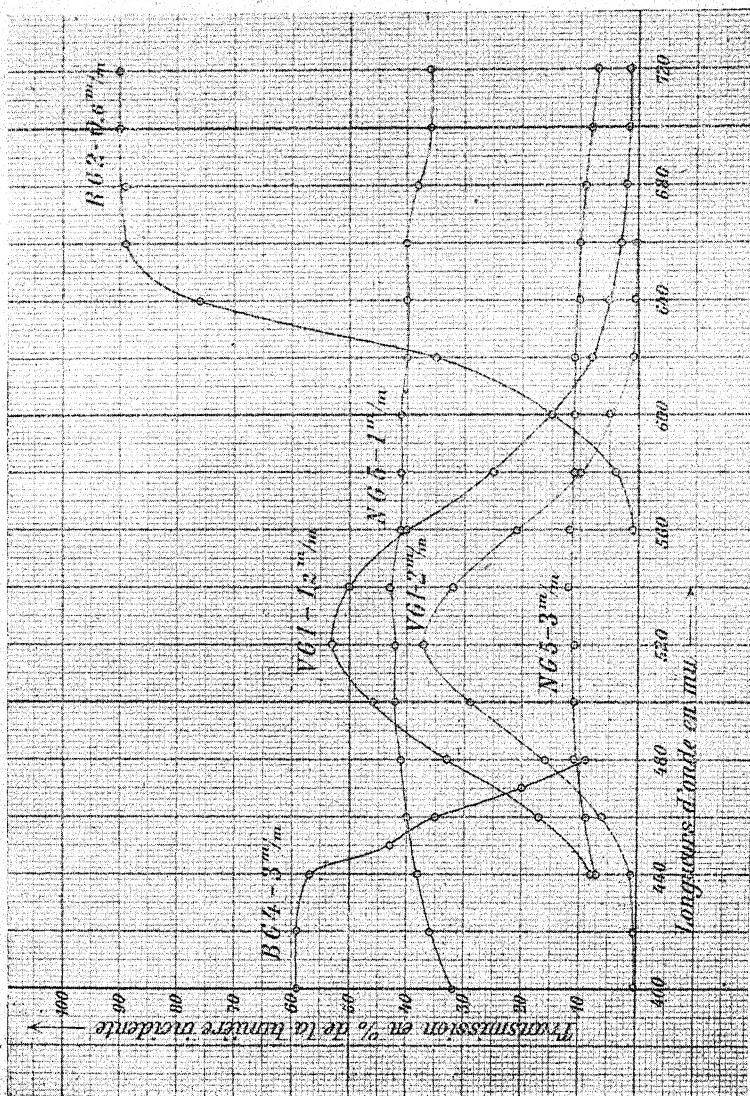


Fig. 4. — Transmission des verres colorés de Schott en % de la lumière incidente.

TABLEAU III

Transmission pour 100 des radiations incidentes, par les verres colorés de Schott.

LONGUEURS D'ONDE	RG2 — 0,6 mm	VG1 — 1,2 mm	VG1 — 2 mm	BG4 — 3 mm	NG5 — 1 mm
0,720	90	1,4	—	—	36
0,700	90	1,4	—	—	36
0,680	89	2,0	—	—	38
0,660	89	3,0	0,2	—	40
0,640	76	5,0	0,5	—	40
0,620	35	8,0	1,0	—	40
0,600	15	15,0	5,0	—	41
0,580	4	25,0	10,0	—	41
0,560	1	40,0	21,0	—	41
0,540	—	50,0	32,0	—	43
0,520	—	53,0	37,0	—	42
0,500	—	46,0	29,0	—	42
0,480	—	33,0	16,0	9,0	41
0,460	—	17,0	6,0	35,0	40
0,440	—	8,0	1,0	57,0	38
0,420	—	—	0,5	59,0	36
0,400	—	—	0,2	59,0	32
Total....	489	307,8	159,4	219	667

le verre gris-clair N G 5, appelé « Neutralglas », n'est pas un écran parfaitement neutre ; il n'absorbe pas d'une manière égale toutes les radiations du spectre visible. Les quantités totales de radiation transmises par les verres employés sont donc :

ÉNERGIE TRANSMISE EN UNITÉS ARBITRAIRES			
	I	II	
Verre rouge	R G 2 — 0,6 mm.	489,0	4.490
— vert	V G 1 — 1,2 mm.	307,8	3.003
— —	V G 1 — 2 mm.	159,4	1.570
— bleu	B G 4 — 3 mm.	219,0	1.830
— gris clair N G 1 — 1 mm.	667,0	6.310	

Les valeurs de la colonne II ont été obtenues en mesurant les surfaces comprises entre la ligne des abscisses et les courbes correspondantes de la fig. 4. Ces surfaces ont été considérées comme représentant les quantités relatives de la radiation totale transmise par l'écran coloré.

*Source de lumière employée pour l'éclairage des cultures.* — Pour l'éclairage, on pourrait exposer les cultures à la lumière du jour, comme on l'a fait souvent jusqu'ici ; mais la composition spectrale de cette lumière est trop variable, suivant qu'on considère la lumière *directe du soleil* ou la lumière *diffuse du ciel bleu* ou bien celle du *ciel couvert de nuages*. La lumière du ciel complètement *couverte de nuages* ressemble, au point de vue spectral, à la lumière *directe du soleil* ; elle passe par des changements, au fur et à mesure que le ciel se découvre, tandis que la lumière diffuse du ciel bleu possède un maximum d'intensité dans la région bleu-violette. D'autre part la couleur et l'intensité de la lumière varient pendant les différentes heures de la journée, étant plus rouge dans les premières heures du matin et pendant les dernières heures de l'après-midi (1). On pourrait essayer d'éluder ces défauts en recalculant les transmissions des écrans colorés par rapport à la distribution de la lumière dans le spectre du ciel bleu ou du soleil à midi ; mais les valeurs ainsi corrigées ne sont pas complètement exactes, puisque ni le ciel ni le soleil ne restent continuellement découverts (2).

Je me suis servi, comme source de lumière, de lampes électriques au filament de tungstène. BACHMANN (3) recommande surtout les lampes « Osram-Nitra ».

Déferréts expérimentateurs, particulièrement aux Etats-Unis, ont montré que les plantes peuvent bien se développer en lumière artificielle ; les résultats obtenus par TRUFFAUT et THURNEYSEN (4) ont été « exactement les mêmes que ceux que l'on réalise normalement au soleil ». J'ai utilisé, dans mes expériences, tantôt des lampes « Osram » tantôt des lampes Philips, modèles de projection. La distribution spectrale des radiations émises par le filament de tungstène est connue ; les tracés LT des fig. 5 et 6 représentent les courbes de la distribution spectrale pour la température 2.400° abs. Ces lam-

(1) M. LUCKIESH, Color and its applications, 1927, p. 20-21, fig. 5 et Table XXIII. — CUNLIFFE P. W., The Color of Light sources, Sunlight and Skylight, *The Journal of the textile Institute*, vol. XX, 1929, p. T. 34 - T. 46.

(2) G. L. FUNKE, On the influence of light of different wave-lengths on the growth of plants, *Rec. travaux bot. néerl.*, vol. 28, 1931, p. 436-440.

(3) Fr. BACHMANN, Ueber die Verwendung von Farbfilter für pflanzenphysiologische Forschungen, *Planta*, Bd. 8, 1929, p. 489.

(4) G. TRUFFAUT et G. THURNEYSEN, Influence de la lumière artificielle, *C. R. Ac. des Sc.*, Paris, t. 188, 1929, p. 411.

pes, d'ailleurs comme toutes les lampes à filament incandescent, fournissent une lumière beaucoup plus intense dans les grandes longueurs d'onde que dans les petites.

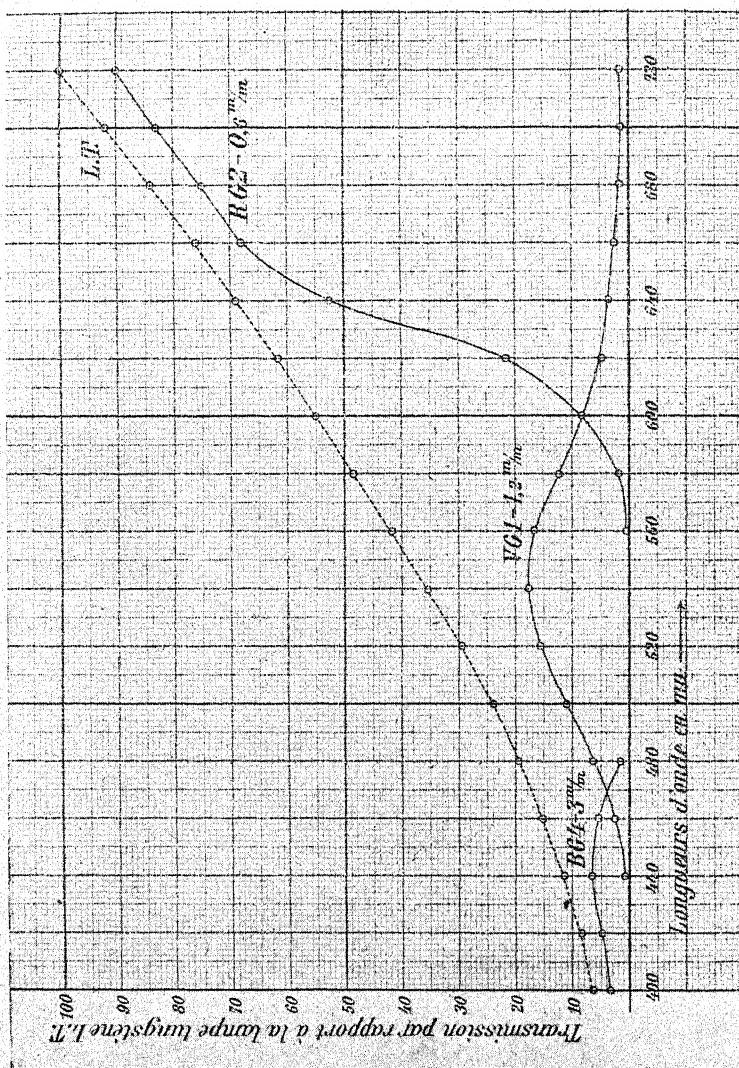


Fig. 5. — Quantités de radiations transmises par les verres colorés de Schott R G 4, V G 1 et R G 2, corrigées par rapport à l'émission spectrale de la lampe au tungstène L. T.

Pour obtenir les quantités de radiations transmises par les verres colorés utilisés, mais par rapport à la composition spectrale de la lampe au tungstène, il faut multiplier les valeurs centisimales

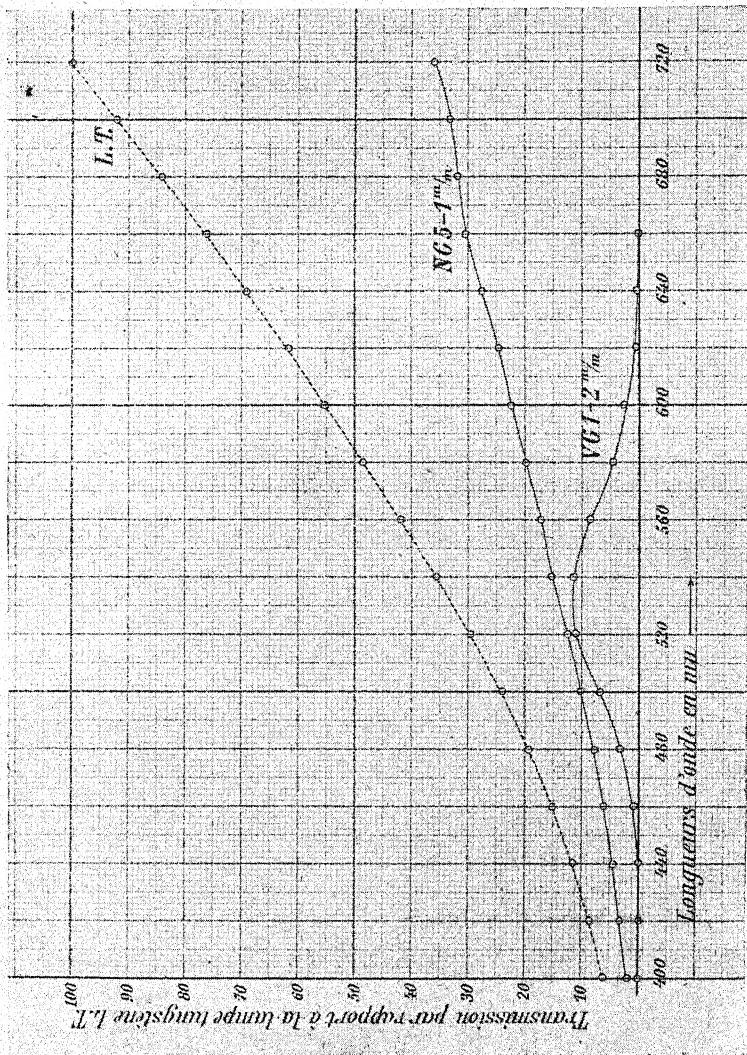


Fig. 6. — Quantités de radiations transmises par les verres colorés de Schott N G 5 et V G 1, corrigées par rapport à l'émission spectrale de la lampe au tungstène L.T.

du Tableau III par les quantités de la longueur d'onde correspondante données pour la lampe au tungstène. Les valeurs obtenues de cette manière représentent les quantités d'énergie qui traversent réellement nos filtres colorés (voir le Tableau IV et les courbes des fig. 5 et 6.) Comme on le voit, les quantités de lumière transmises par ces écrans sont loin d'être égales. En évaluant ces quantités par les surfaces délimitées entre les courbes et la ligne des abscisses, on a trouvé les valeurs suivantes (Tableau IV).

TABLEAU IV

		ÉNERGIE TRANSMISE
Ecran rouge	R G 2 — 0,6 mm ....	3502
— vert	V G 1 — 1,2 mm. ....	1046
— vert	V G 1 — 2 mm.....	520
— bleu	B G 4 — 3 mm. ...	194
— gris clair	N G 5 — 1 mm. ....	2540

Il s'agit maintenant *d'égaliser*, autant que possible, les quantités d'énergie radiante qui arrivent aux cultures. Dans ce but, j'ai procédé de la manière suivante.

1<sup>o</sup> Pour obtenir des éclairements égaux des cultures, il faut placer celles-ci à des éloignements obéissant à *la loi des distances*; en effet l'éclairage varie en raison inverse du carré de la distance de la source au point éclairé. En me conformant à cette loi, j'ai placé les plantes, derrière les écrans, à l'intérieur des armoires, aux distances suivantes (fig. 8).

		1 <sup>er</sup> RANG	2 <sup>e</sup> RANG
Pour l'écran rouge	RG2 — 0,6 mm. la distance a été 85 cm.	95,5 cm.	
— vert	VG1 — 1,2 mm. —	— 46,3 —	52,2 —
— —	VG1 — 2 mm. —	— 32,8 —	37 —
— bleu	BG4 — 3 mm. —	— 20 —	22,5 —
— gris clair	NG5 — 1 mm. —	— 72,5 —	81,5 —

Mais les valeurs obtenues ainsi doivent être contrôlées expérimentalement, car la loi n'est valable que pour une source punctiforme de lumière; d'après NUERNBERGK et DU BUY (1) en calculant les distances seulement d'après cette loi, on peut arriver à des valeurs qui pourraient être notablement différentes des valeurs

(1) NUERNBERGK et DU BUY, *Recueil des trav. bot. néerl.*, t. 27, 1930, 449.

réelles. Mes contrôles, effectués à l'aide de mesures galvanométriques, ne m'ont donné, généralement, que des différences très faibles, partant négligeables.

2<sup>o</sup> En calculant les éclairements, je n'ai pas tenu compte de la loi de l'obliquité ; j'ai placé les écrans de sorte que les rayons horizontaux de la lampe soient perpendiculaires à la surface de la portion centrale de l'écran.

3<sup>o</sup> Les différents écrans possédaient des surfaces égales ; les

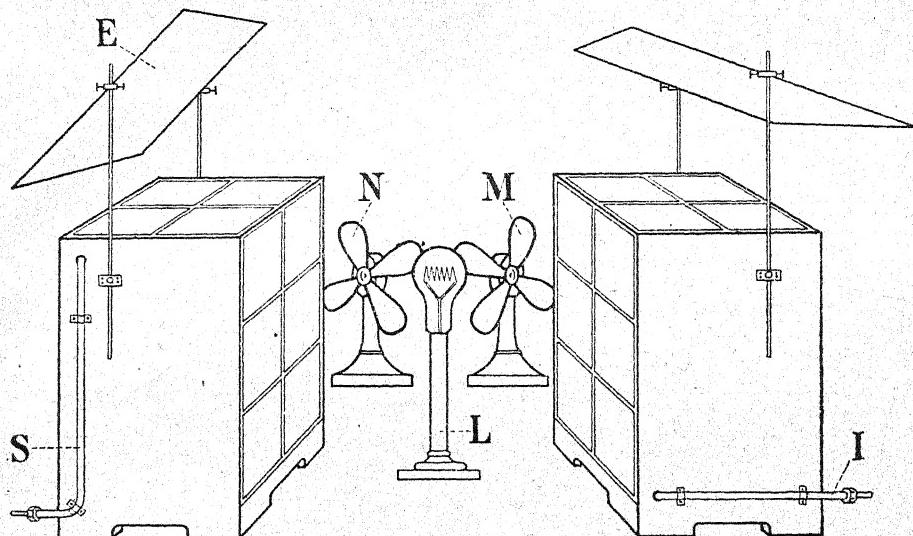


Fig. 7. — Dispositif employé pour les cultures. L, lampe ; M et N, ventilateurs ; I, tube d'entrée de l'air ; S, tube de sortie de l'air ; E, réflecteur.

cultures ont été placées dans de petites armoires (fig. 7) ayant les dimensions suivantes :

Hauteur 46 cm.

Largeur 34 cm.

Profondeur 34 cm.

La surface de l'armoire dirigée vers la lampe était formée par six carreaux de 150 millimètres de côté, tandis que la face supérieure n'était constituée que par quatre verres de mêmes dimensions. La face supérieure de l'armoire recevait la lumière par réflexion ; le réflecteur était une plaque métallique brillante (E, fig. 7),

mobile autour d'un axe horizontal. Puisque les distances entre la lampe et les différentes armoires n'étaient pas les mêmes, on a réglé, pour chaque armoire, l'inclinaison et la hauteur des réflecteurs de telle façon qu'ils puissent renvoyer vers les surfaces supérieures, autant que possible, des quantités égales de lumière. L'égalité a

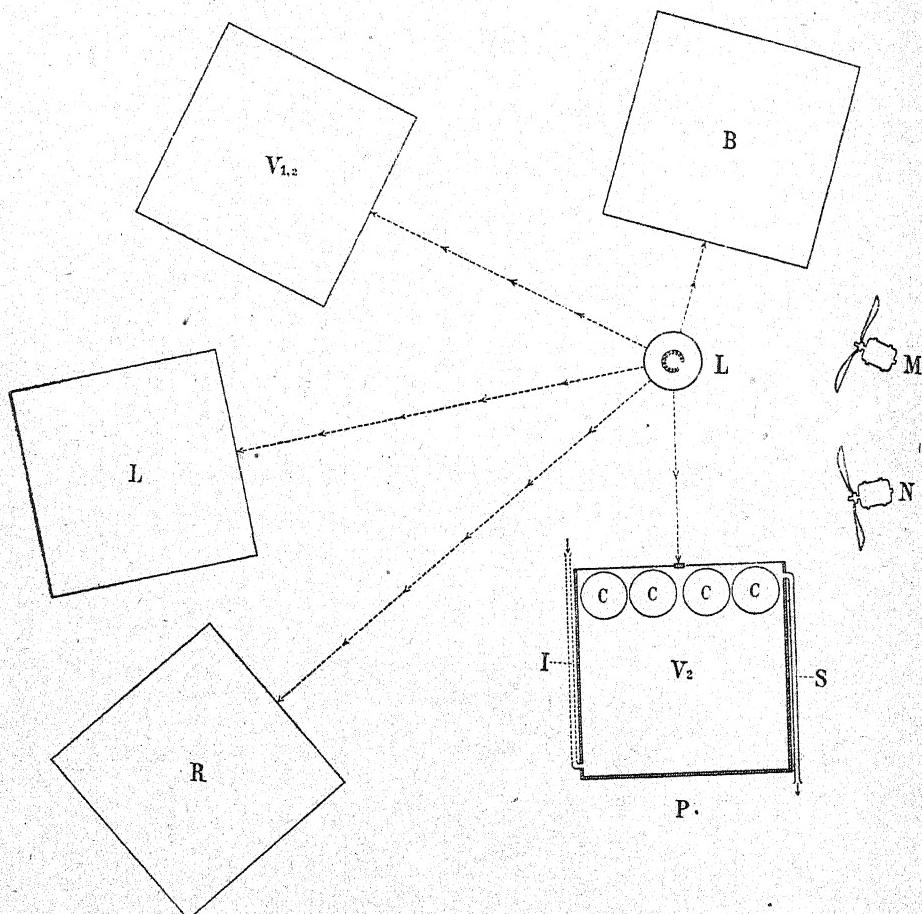


Fig. 8. — Dispositif employé pour les cultures. L, lampe ; B, armoire à parois en verre bleu B G 4 ; V<sub>1,2</sub>, armoire à parois en verre vert V G 1 de 1,2 millimètre d'épaisseur<sup>1</sup> ; L, armoire à parois en verre gris-clair N G 5 de 1 millimètre d'épaisseur ; R, armoire à parois en verre rouge R G 2 ; V<sub>2</sub>, armoire à parois en verre vert V G 1 de 2 millimètres d'épaisseur<sup>1</sup> ; M et N, ventilateurs ; I, tube d'entrée de l'air ; S, tube de sortie de l'air ; CCC positions des cultures à l'intérieur de l'armoire V<sub>2</sub>.

été évaluée à l'aide des photomètres à coin gris, système Eder et Hecht (1). Par tâtonnements répétés, on arrive à donner aux réflecteurs l'inclinaison convenable.

4<sup>o</sup> Je me suis servi, dans mes expériences, de cinq armoires à parois en verre coloré ; pour leur éclairement, ces armoires ont été disposées tout autour de la lampe (fig. 8) aux distances calculées. Mais, étant donné la conformation spéciale du filament incandescent de tungstène, le flux lumineux ne pouvait pas être envoyé d'une manière uniforme dans toutes les directions ; pour égaliser l'éclairement dans toutes les directions, j'ai été obligé de faire tourner lentement (à peu près 15 tours par minute) le support de la lampe à l'aide d'un petit moteur.

5<sup>o</sup> Il s'agit maintenant de maintenir, autant que possible, la même température à l'intérieur des armoires, ce qui n'est pas très facile à réaliser à cause des distances inégales entre la lampe et les différentes armoires. Je suis arrivé à ce résultat par les deux procédés suivants ; d'abord chaque armoire était munie de deux tubes, l'un d'entrée (I, fig. 7) à la partie inférieure de l'armoire, l'autre de sortie (S, fig. 7) à la partie supérieure ; un puissant exhausteur aspirait et renouvelait l'air intérieur ; d'autre part deux ventilateurs (M et N, fig. 7 et 8), placés dans des positions convenables, changeaient l'air extérieur surchauffé par la lampe voisine.

Dans ce qui suit, j'expose quelques-uns des résultats que j'ai obtenus en éclairant les cultures à travers les écrans mentionnés, avec une lampe de 1.000 watts. Dans mes expériences, je me suis servi de milieux de culture solides et liquides. Le milieu solide a toujours été la gélose (de 0,5 % à 1,5 %) minéralisée avec une solution de Knop à 1/10 (rarement avec une solution de Detmer à 1/10) ; parfois le milieu solide a été une plaque de porcelaine dégourdie, imbibée d'une solution de Knop à 1/10. Comme milieu liquide, j'ai employé des solutions minérales de Knop ou de Detmer à 1/10. Les cultures sur gélose ont été effectuées dans des boîtes de Pétri ayant un diamètre de 6 cm. ; ces boîtes étaient soit en verre ordinaire, soit en verre Pyrex. Les solutions minérales étaient in-

(1) J. M. EDER, Ein neues Graukeil-Photometer, 1920. Les photomètres dont je me suis servi ont été soigneusement étalonnés par l'Observatoire météorologique et physique de Davos.

troduites le plus souvent dans des fioles coniques d'Erlenmeyer en verre d'Iéna de 50 cc. de capacité et on y introduisait 25 cc. de la liqueur tenant les Algues en suspension homogène ; rarement je me suis servi de tubes à essai en verre Pyrex ou de vases cylindriques de même verre.

En ce qui concerne la concentration en ions d'hydrogène, j'ai mesuré seulement le PH initial du milieu de culture qui était égal à 6,2-6,8. Quand il en sera autrement, j'aurai soin de l'indiquer.

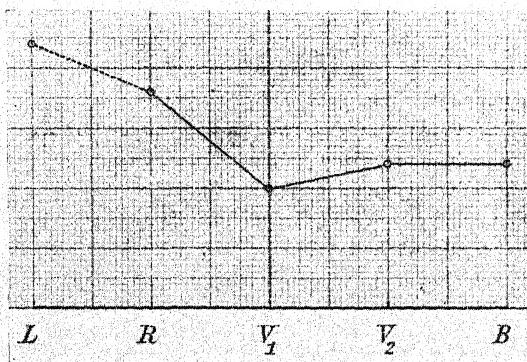


Fig. 9. — Multiplication des cellules de *Hormidium nitens* à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte N° 1, V<sub>1</sub>, à la lumière verte N° 2, V<sub>2</sub> et à la lumière bleue B.

#### EXPÉRIENCE N° 1.

##### *Hormidium nitens* Menegh. (Fig. 9).

Les cultures ont été faites dans une solution de Knop à 1/10 ; les fioles d'Erlenmeyer, contenant chacune 25 cc. d'une suspension homogène d'Algue, ont été placées dans les armoires aux distances calculées (voir p. 22), afin que les plantes puissent recevoir des quantités égales de diverses lumières. On a disposé, dans chaque armoire, huit cultures, dont quatre sur le premier rang et quatre sur le second rang.

Le contenu d'une fiole, semblable aux huit autres, a été préalablement centrifugé au commencement de l'expérience, pour évaluer la quantité des cellules qu'on y a mise.

Une autre fiole de même contenu a été placée, comme témoin, à l'extérieur, exposée à la lumière directe de la lampe à une distance de 40 cm.

Au bout de 45 jours (9 juin - 23 juillet), les cultures présentaient la même couleur verte à toutes les lumières. Pour apprécier le degré du développement de l'Algue exposée aux diverses radiations, j'ai centrifugé les contenus des fioles. Voici les résultats obtenus :

	PREMIER RANG		DEUXIÈME RANG
	MOYENNES	DE 4 CULTURES	MOYENNES
	DE 4 CULTURES	DES 2 RANGS	
1. Lumière blanche, NG5 — 1 mm.	22	divisions	22 divisions
2. — rouge, RG2 — 0,6 mm....	19	—	17,5 —
3. — verte N° 1, VG1 — 1,2 mm.	11	—	9 —
4. — verte N° 2, VG1 — 2 mm.	13	—	11,5 —
5. — bleue — BG4 — 3 mm.....	13	—	11,5 —
6. — directe de la lampe.....			26,0 —
7. Au commencement de l'expérience.....			0,4 —

Voir le tracé de la fig. 9.

Cette expérience nous montre donc que le développement est beaucoup plus grand dans la lumière rouge et sensiblement le même dans la lumière verte et dans la lumière bleue.

#### EXPÉRIENCE N° 2.

*Hormidium nitens* Menegh.

Cultures dans une solution de Knop à 1/10. On a versé dans chaque fiole Erlenmeyer 25 cc. d'une suspension d'Algue ; ces fioles, au nombre de quarante, ont été placées, sur deux rangs, dans les mêmes armoires et pendant le même intervalle de temps que le *Kirchneriella* de l'expérience N° 4 et le *Stichococcus* de l'expérience N° 5.

Durée de l'expérience : 36 jours (30 juillet - 4 sept.). En centrifugeant à la fin, on a trouvé, aux diverses lumières, les quantités suivantes de cellules.

	QUANTITÉS DE CELLULES DANS LES CULTURES N°s :								TOTAL	MOYENNES
	1	2	3	4	5	6	7	8		
Lumière blanche....	29	28	28	28	29	30	30	33	235	29,3
— rouge .....	32	30	26	28	28	28	28	28	228	28,5
— verte N° 1	12	12	9,5	9	7	7	6	7	69,5	8,7
— verte N° 2	14	15	15	13	12,5	10,5	11	13	103	13
— bleue .....	10	10	10	9,5	8	7	8	8	70	8,7

## EXPÉRIENCE N° 3.

*Kirchneriella lunaris* (Kirchn.) Moeb. (fig. 10 et 11).

Culture dans une solution de Knop à 1/10 ; les fioles d'Erlenmeyer, contenant chacune 25 cc. d'une suspension homogène d'Algue, ont été placées dans les mêmes armoires que le *Hormidium* de l'expérience précédente N° 1, mais à un autre étage (étage supérieur), toujours sur deux rangs dans chaque armoire et, sur chaque rang, quatre cultures.

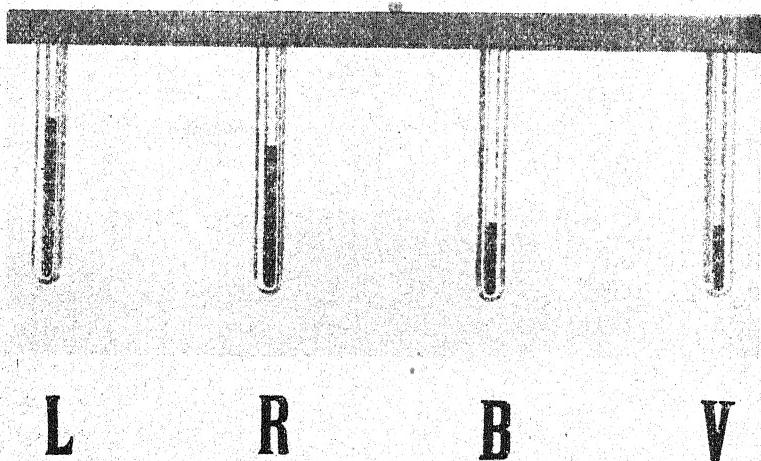


Fig. 10. — Quantités de cellules de *Kirchneriella lunaris* développées à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière bleue B et à la lumière verte N° 2, V.

Après 45 jours (8 juin - 23 juillet), les Algues de toutes les armoires étaient également vertes, tandis que la culture laissée à l'extérieur et exposée à la lumière directe de la lampe, à la distance de 40 cm., est devenue orangé-jaune à peu près comme la nuance N° 161 du *Code des couleurs* (de KLINCKSIEK et VALETTE). Voici les quantités de cellules obtenues par centrifugation.

	1 <sup>er</sup> RANG		2 <sup>e</sup> RANG		MOYENNE DES 2 RANGS
	MOYENNE DE 4 CULTURES	MOYENNE DE 4 CULTURES			
1. Lumière blanche, NG5 — 1 mm.	55 divisions	54 divisions			54,5
2. — rouge, RG2 — 0,6 mm.	51 —	52 —			51,5
3. — verte N° 1, VG1 — 1,2 mm.	14,5 —	15 —			14,75
4. — verte N° 2, VG1 — 2 mm.	15 —	10 —			12,50
5. — bleue, BG4 — 3 mm.	14,5 —	15,5 —			15
6. Au commencement de l'expérience .....					3

Les fig. 10 et 11 montrent d'une manière encore plus manifeste le degré du développement aux diverses lumières.

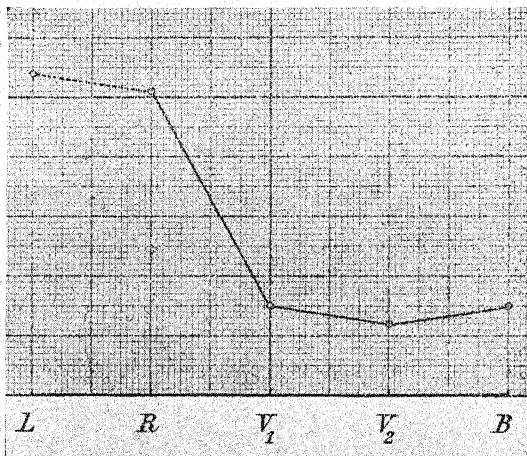


Fig. 11. — Multiplication des cellules de *Kirchneriella lunaris* à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte N° 1, V<sub>1</sub>, à la lumière verte N° 2, V<sub>2</sub>, à la lumière bleue B.

#### EXPÉRIENCE N° 4.

*Kirchneriella lunaris* (Kirchn.) Moeb. (Fig. 12).

Cultures dans une solution de Knopp à 1/10 ; les fioles de 50 cc. de capacité contenaient chacune 25 cc. d'une suspension homogène d'Algues ; ces fioles, au nombre de quarante, ont été placées dans les mêmes armoires et en même temps que le *Stichococcus* de l'expérience N° 5 et le *Hormidium* de l'expérience N° 2.

Après 36 jours, les plantes exposées aux diverses lumières possé-

daient toutes presque la même couleur verte normale ; même la culture laissée dehors à la lumière directe de la lampe, n'avait que très peu changé sa nuance. En centrifugeant, on a obtenu les quantités suivantes de cellules.

	TOTAL DES QUATRE CULTURES DU 1 <sup>er</sup> RANG	TOTAL DES QUATRE CULTURES DU 2 <sup>e</sup> RANG	MOYENNES
Lumière blanche ....	23,5	27	25,25
— rouge .....	25,5	24	24,75
— verte N° 1	7	7	7
— verte N° 2	8	8	8
— bleue .....	9	9	9

Voir le tracé de la fig. 12.

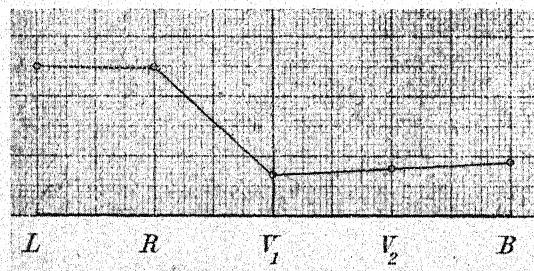
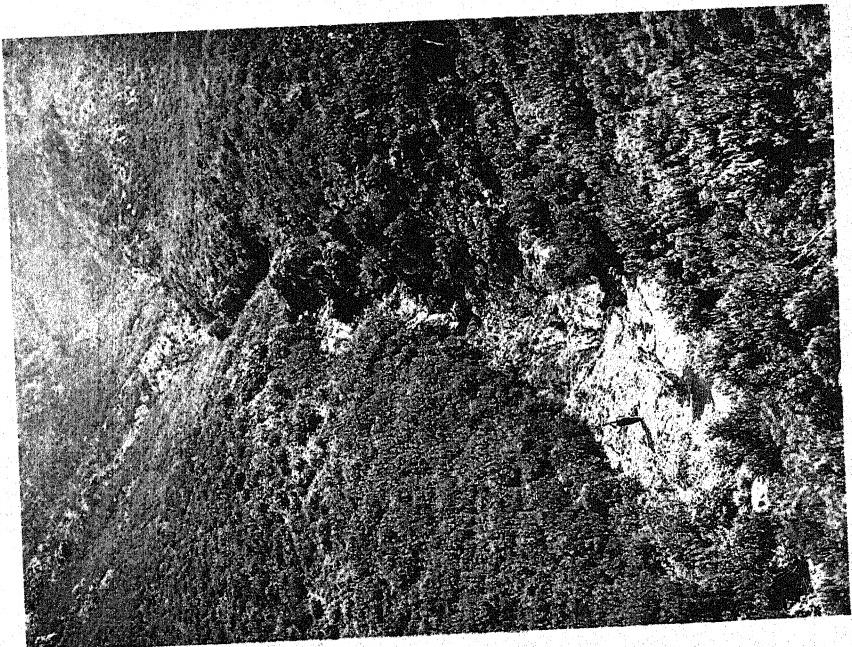
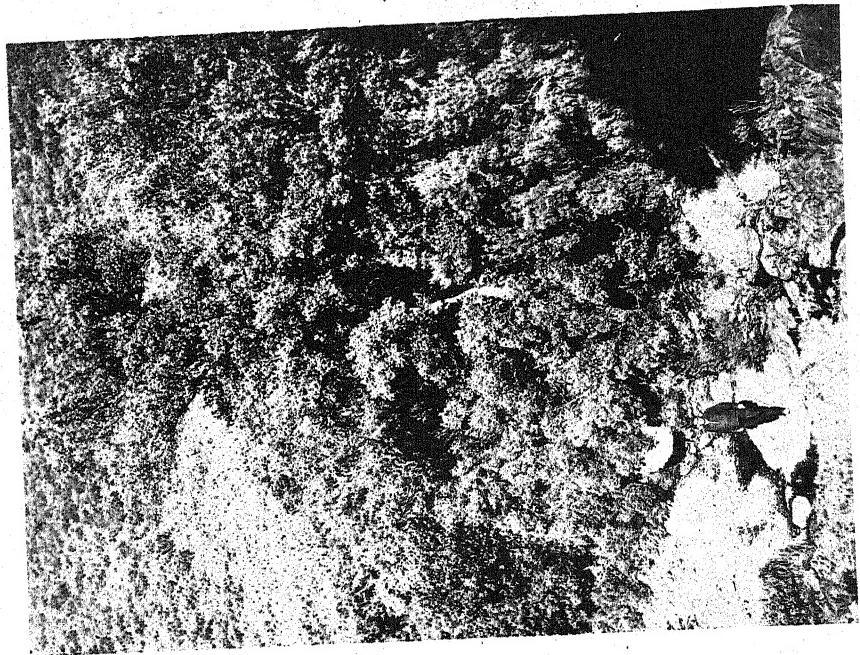


Fig. 12. — Multiplication des cellules de *Kirchneriella lunaris* à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte N° 1, V<sub>1</sub>, à la lumière verte N° 2, V<sub>2</sub> et à la lumière bleue B.

(à suivre.)

#### CHRONIQUES ET NOUVELLES

M. R. GAUTHERET est nommé Chargé de Conférences à l'Ecole pratique des Hautes-Etudes : Laboratoire de Cytologie végétale.

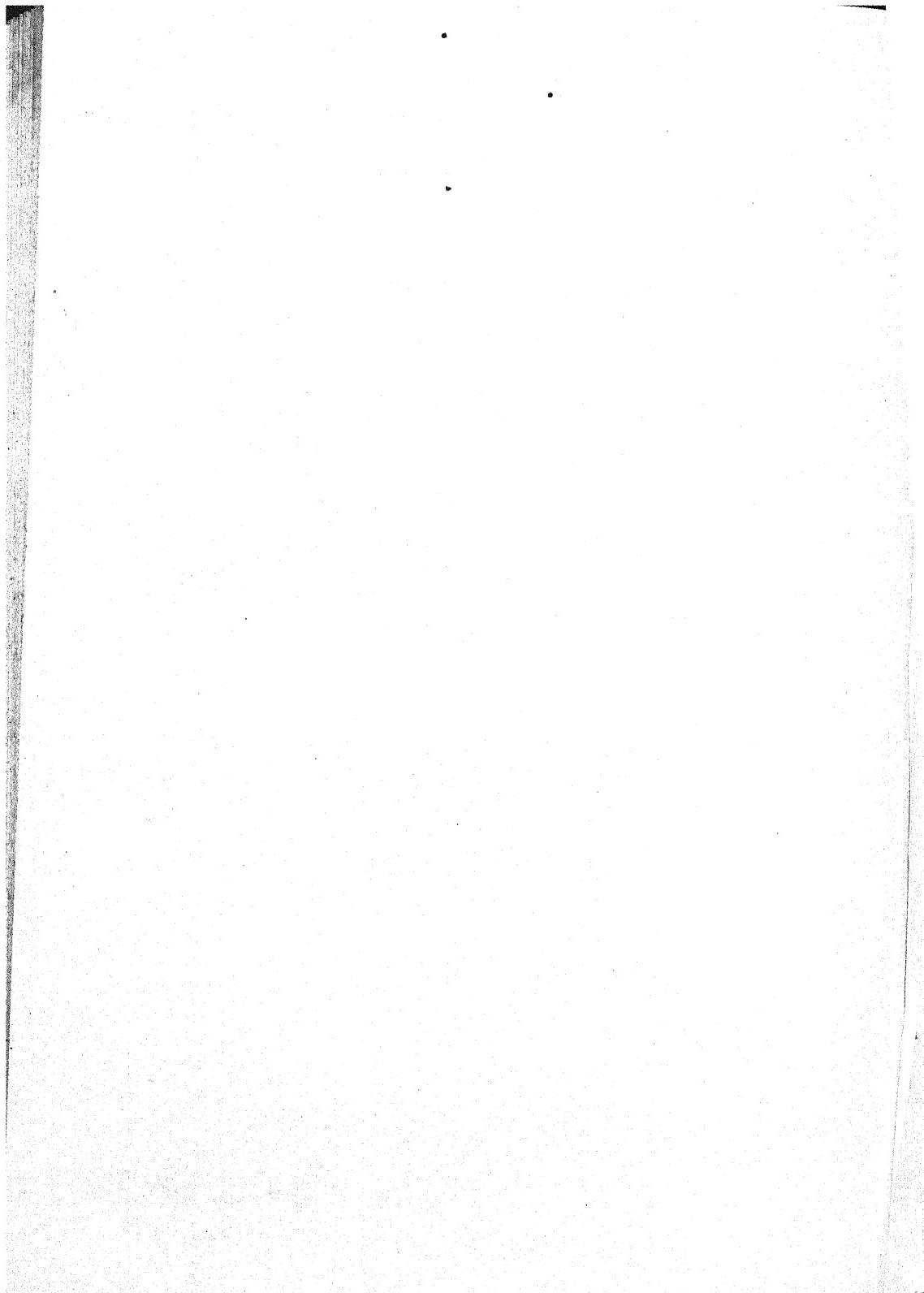


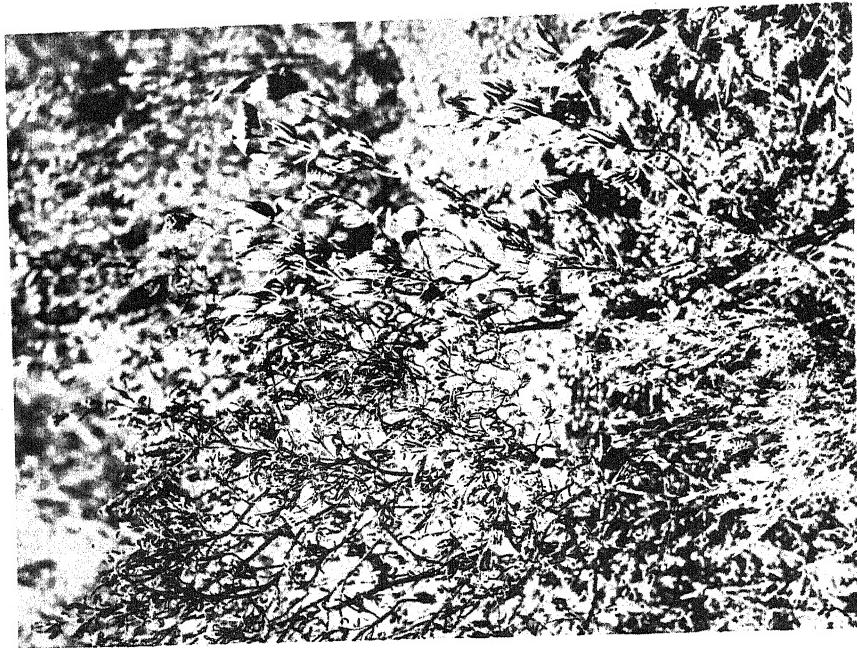
BOUAN, Imp.

1. Le ravin de Pouade.

2. Le point d'eau du ravin de Pouade.

A.D. DAVY DE VIRVILLE, Phot.





AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

2. Cistes et Lavande.

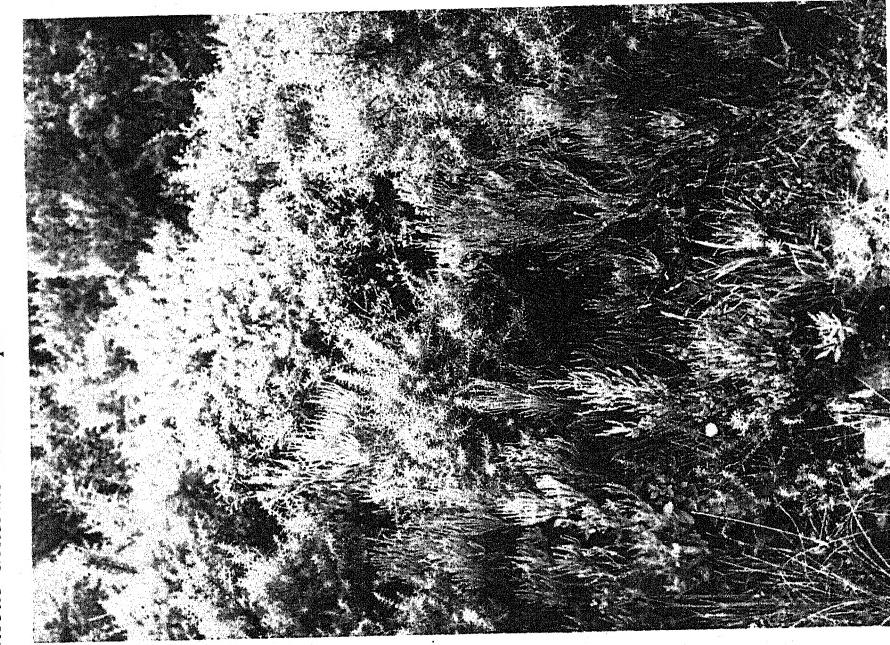


BOUAN, Imp.

1. Le Torrent de Pouade et le Pic de la Calme.



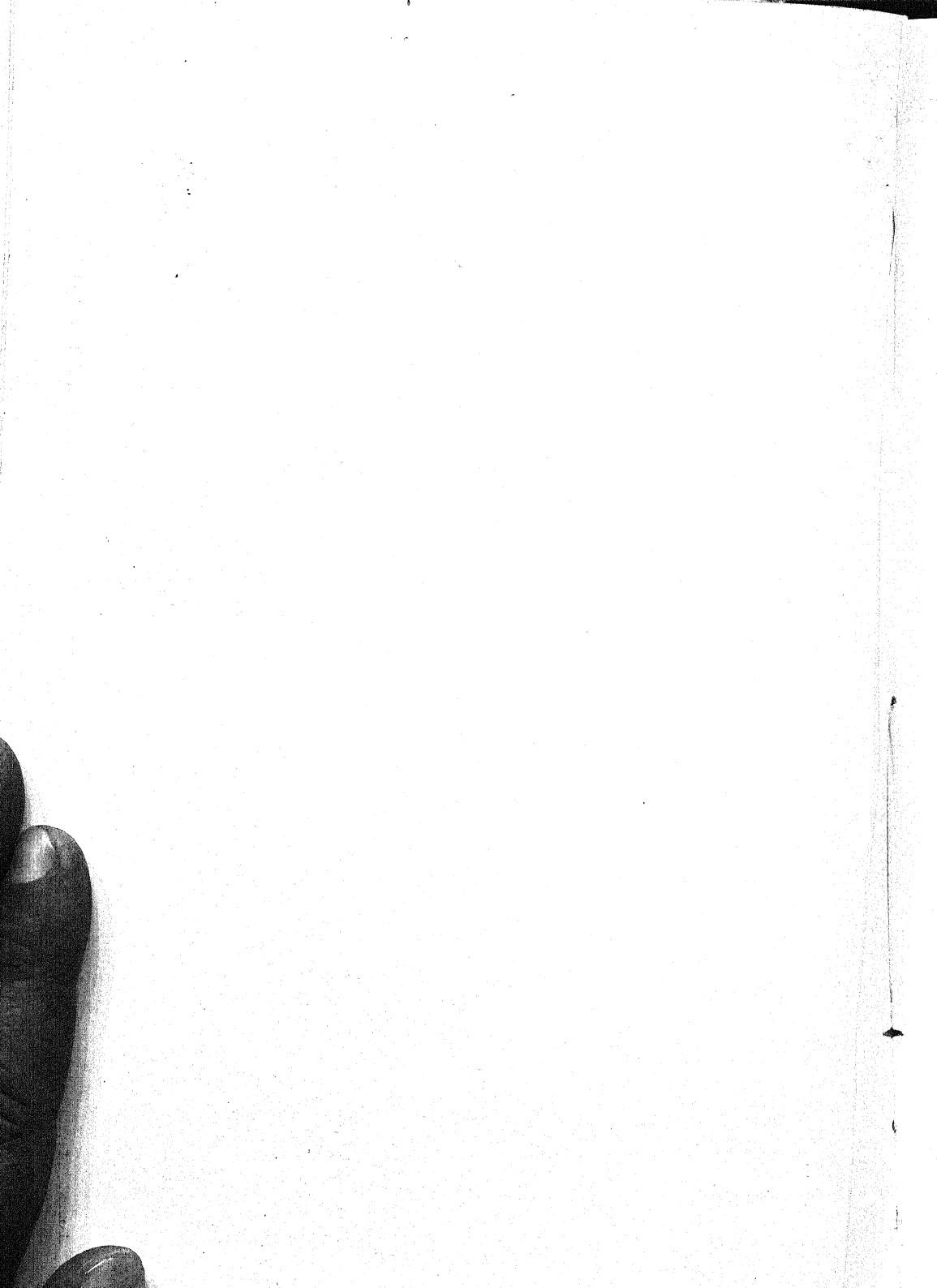
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62  
63  
64  
65  
66  
67  
68  
69  
70  
71  
72  
73  
74  
75  
76  
77  
78  
79  
80  
81  
82  
83  
84  
85  
86  
87  
88  
89  
90  
91  
92  
93  
94  
95  
96  
97  
98  
99  
100  
101  
102  
103  
104  
105  
106  
107  
108  
109  
110  
111  
112  
113  
114  
115  
116  
117  
118  
119  
120  
121  
122  
123  
124  
125  
126  
127  
128  
129  
130  
131  
132  
133  
134  
135  
136  
137  
138  
139  
140  
141  
142  
143  
144  
145  
146  
147  
148  
149  
150  
151  
152  
153  
154  
155  
156  
157  
158  
159  
160  
161  
162  
163  
164  
165  
166  
167  
168  
169  
170  
171  
172  
173  
174  
175  
176  
177  
178  
179  
180  
181  
182  
183  
184  
185  
186  
187  
188  
189  
190  
191  
192  
193  
194  
195  
196  
197  
198  
199  
200  
201  
202  
203  
204  
205  
206  
207  
208  
209  
210  
211  
212  
213  
214  
215  
216  
217  
218  
219  
220  
221  
222  
223  
224  
225  
226  
227  
228  
229  
230  
231  
232  
233  
234  
235  
236  
237  
238  
239  
240  
241  
242  
243  
244  
245  
246  
247  
248  
249  
250  
251  
252  
253  
254  
255  
256  
257  
258  
259  
260  
261  
262  
263  
264  
265  
266  
267  
268  
269  
270  
271  
272  
273  
274  
275  
276  
277  
278  
279  
280  
281  
282  
283  
284  
285  
286  
287  
288  
289  
290  
291  
292  
293  
294  
295  
296  
297  
298  
299  
300  
301  
302  
303  
304  
305  
306  
307  
308  
309  
310  
311  
312  
313  
314  
315  
316  
317  
318  
319  
320  
321  
322  
323  
324  
325  
326  
327  
328  
329  
330  
331  
332  
333  
334  
335  
336  
337  
338  
339  
340  
341  
342  
343  
344  
345  
346  
347  
348  
349  
350  
351  
352  
353  
354  
355  
356  
357  
358  
359  
360  
361  
362  
363  
364  
365  
366  
367  
368  
369  
370  
371  
372  
373  
374  
375  
376  
377  
378  
379  
380  
381  
382  
383  
384  
385  
386  
387  
388  
389  
390  
391  
392  
393  
394  
395  
396  
397  
398  
399  
400  
401  
402  
403  
404  
405  
406  
407  
408  
409  
410  
411  
412  
413  
414  
415  
416  
417  
418  
419  
420  
421  
422  
423  
424  
425  
426  
427  
428  
429  
430  
431  
432  
433  
434  
435  
436  
437  
438  
439  
440  
441  
442  
443  
444  
445  
446  
447  
448  
449  
450  
451  
452  
453  
454  
455  
456  
457  
458  
459  
460  
461  
462  
463  
464  
465  
466  
467  
468  
469  
470  
471  
472  
473  
474  
475  
476  
477  
478  
479  
480  
481  
482  
483  
484  
485  
486  
487  
488  
489  
490  
491  
492  
493  
494  
495  
496  
497  
498  
499  
500  
501  
502  
503  
504  
505  
506  
507  
508  
509  
510  
511  
512  
513  
514  
515  
516  
517  
518  
519  
520  
521  
522  
523  
524  
525  
526  
527  
528  
529  
530  
531  
532  
533  
534  
535  
536  
537  
538  
539  
540  
541  
542  
543  
544  
545  
546  
547  
548  
549  
550  
551  
552  
553  
554  
555  
556  
557  
558  
559  
560  
561  
562  
563  
564  
565  
566  
567  
568  
569  
570  
571  
572  
573  
574  
575  
576  
577  
578  
579  
580  
581  
582  
583  
584  
585  
586  
587  
588  
589  
589  
590  
591  
592  
593  
594  
595  
596  
597  
598  
599  
600  
601  
602  
603  
604  
605  
606  
607  
608  
609  
610  
611  
612  
613  
614  
615  
616  
617  
618  
619  
620  
621  
622  
623  
624  
625  
626  
627  
628  
629  
630  
631  
632  
633  
634  
635  
636  
637  
638  
639  
640  
641  
642  
643  
644  
645  
646  
647  
648  
649  
650  
651  
652  
653  
654  
655  
656  
657  
658  
659  
660  
661  
662  
663  
664  
665  
666  
667  
668  
669  
669  
670  
671  
672  
673  
674  
675  
676  
677  
678  
679  
679  
680  
681  
682  
683  
684  
685  
686  
687  
688  
689  
689  
690  
691  
692  
693  
694  
695  
696  
697  
698  
699  
700  
701  
702  
703  
704  
705  
706  
707  
708  
709  
709  
710  
711  
712  
713  
714  
715  
716  
717  
718  
719  
719  
720  
721  
722  
723  
724  
725  
726  
727  
728  
729  
729  
730  
731  
732  
733  
734  
735  
736  
737  
738  
739  
739  
740  
741  
742  
743  
744  
745  
746  
747  
748  
749  
749  
750  
751  
752  
753  
754  
755  
756  
757  
758  
759  
759  
760  
761  
762  
763  
764  
765  
766  
767  
768  
769  
769  
770  
771  
772  
773  
774  
775  
776  
777  
778  
779  
779  
780  
781  
782  
783  
784  
785  
786  
787  
788  
789  
789  
790  
791  
792  
793  
794  
795  
796  
797  
798  
799  
800  
801  
802  
803  
804  
805  
806  
807  
808  
809  
809  
810  
811  
812  
813  
814  
815  
816  
817  
818  
819  
819  
820  
821  
822  
823  
824  
825  
826  
827  
828  
829  
829  
830  
831  
832  
833  
834  
835  
836  
837  
838  
839  
839  
840  
841  
842  
843  
844  
845  
846  
847  
848  
849  
849  
850  
851  
852  
853  
854  
855  
856  
857  
858  
859  
859  
860  
861  
862  
863  
864  
865  
866  
867  
868  
869  
869  
870  
871  
872  
873  
874  
875  
876  
877  
878  
879  
879  
880  
881  
882  
883  
884  
885  
886  
887  
888  
889  
889  
890  
891  
892  
893  
894  
895  
896  
897  
898  
899  
900  
901  
902  
903  
904  
905  
906  
907  
908  
909  
909  
910  
911  
912  
913  
914  
915  
916  
917  
918  
919  
919  
920  
921  
922  
923  
924  
925  
926  
927  
928  
929  
929  
930  
931  
932  
933  
934  
935  
936  
937  
938  
939  
939  
940  
941  
942  
943  
944  
945  
946  
947  
948  
949  
949  
950  
951  
952  
953  
954  
955  
956  
957  
958  
959  
959  
960  
961  
962  
963  
964  
965  
966  
967  
968  
969  
969  
970  
971  
972  
973  
974  
975  
976  
977  
978  
979  
979  
980  
981  
982  
983  
984  
985  
986  
987  
988  
989  
989  
990  
991  
992  
993  
994  
995  
996  
997  
998  
999  
1000

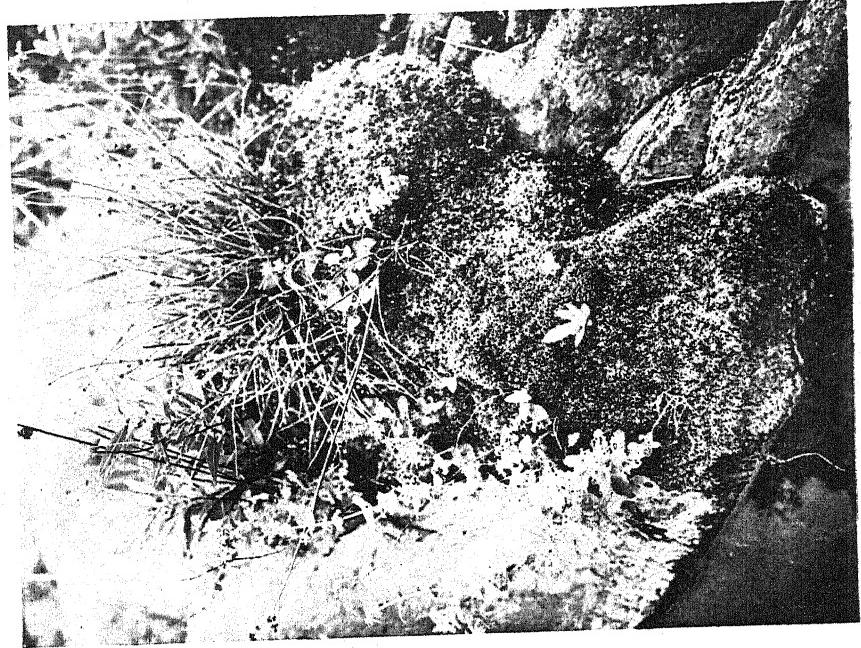


1. Bruyères et Calycotomes.  
Bouan, Imp.



2. Fougères, Scirpes et Bruyères.  
Ad. Davy de Virville, Phot.





AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

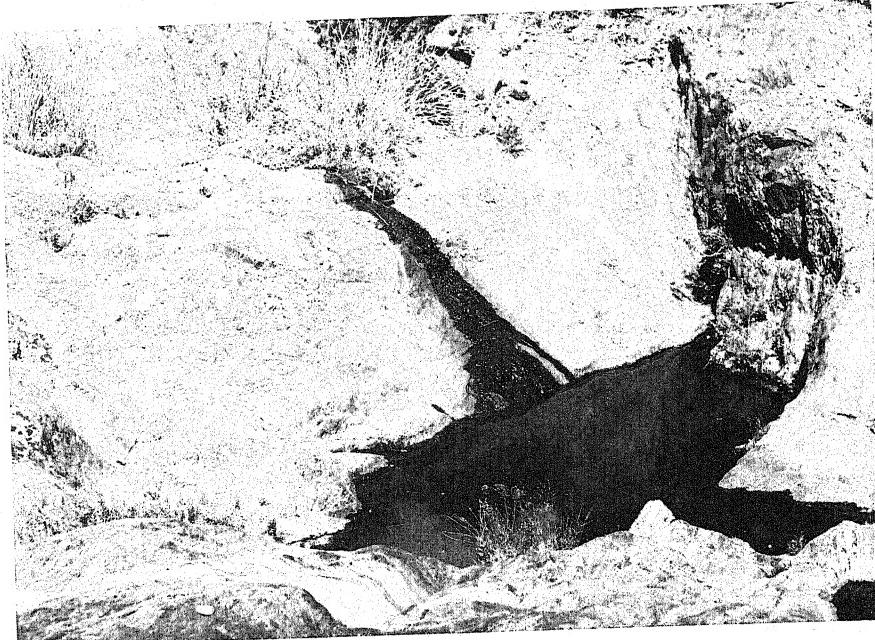


BOUAN, Imp.

1. *Carex pendula* et Bruyères.

2. Végétation des coussinettes de mousses du torrent.





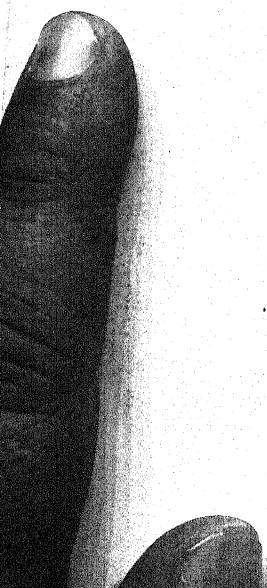
1. Ruisseau et vasque du torrent.

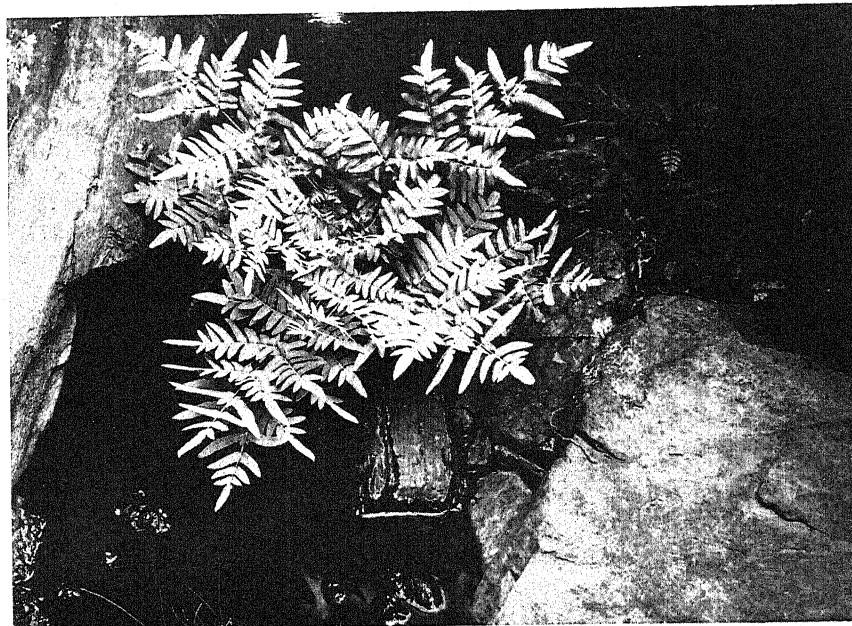


BOUAN, Imp.

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

2. *Typha* et *Scirpus* dans une des vasques du torrent.





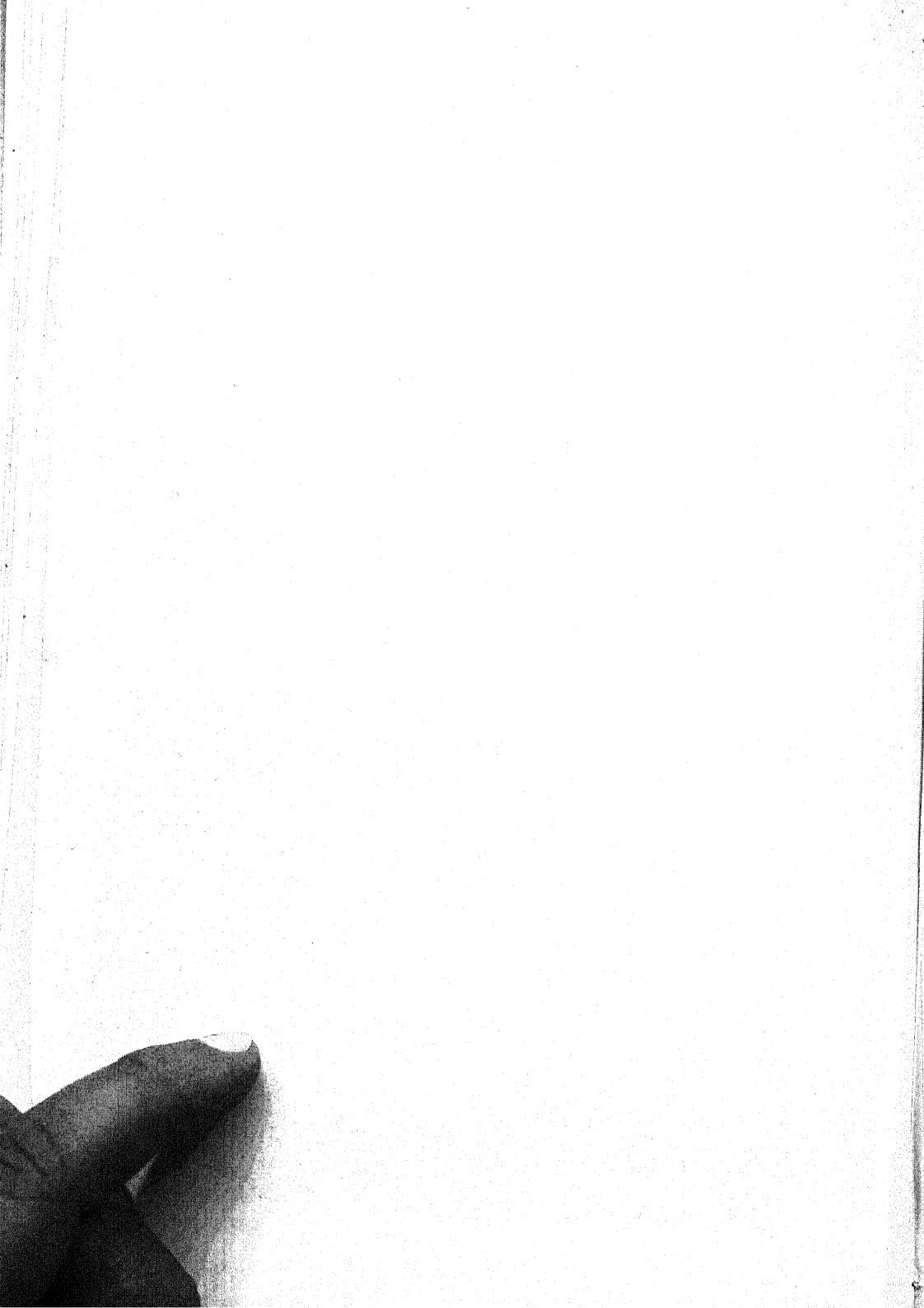
I. *Osmunda regalis.*

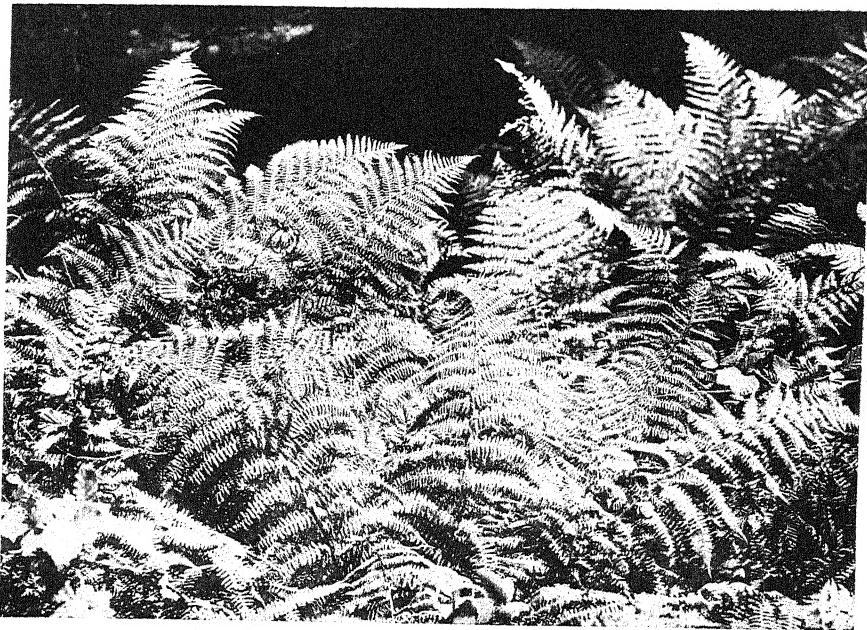


BOUAN, Imp.

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

2. *Blechnum*, *Osmonde*, *Polytric* et *Pellia*.





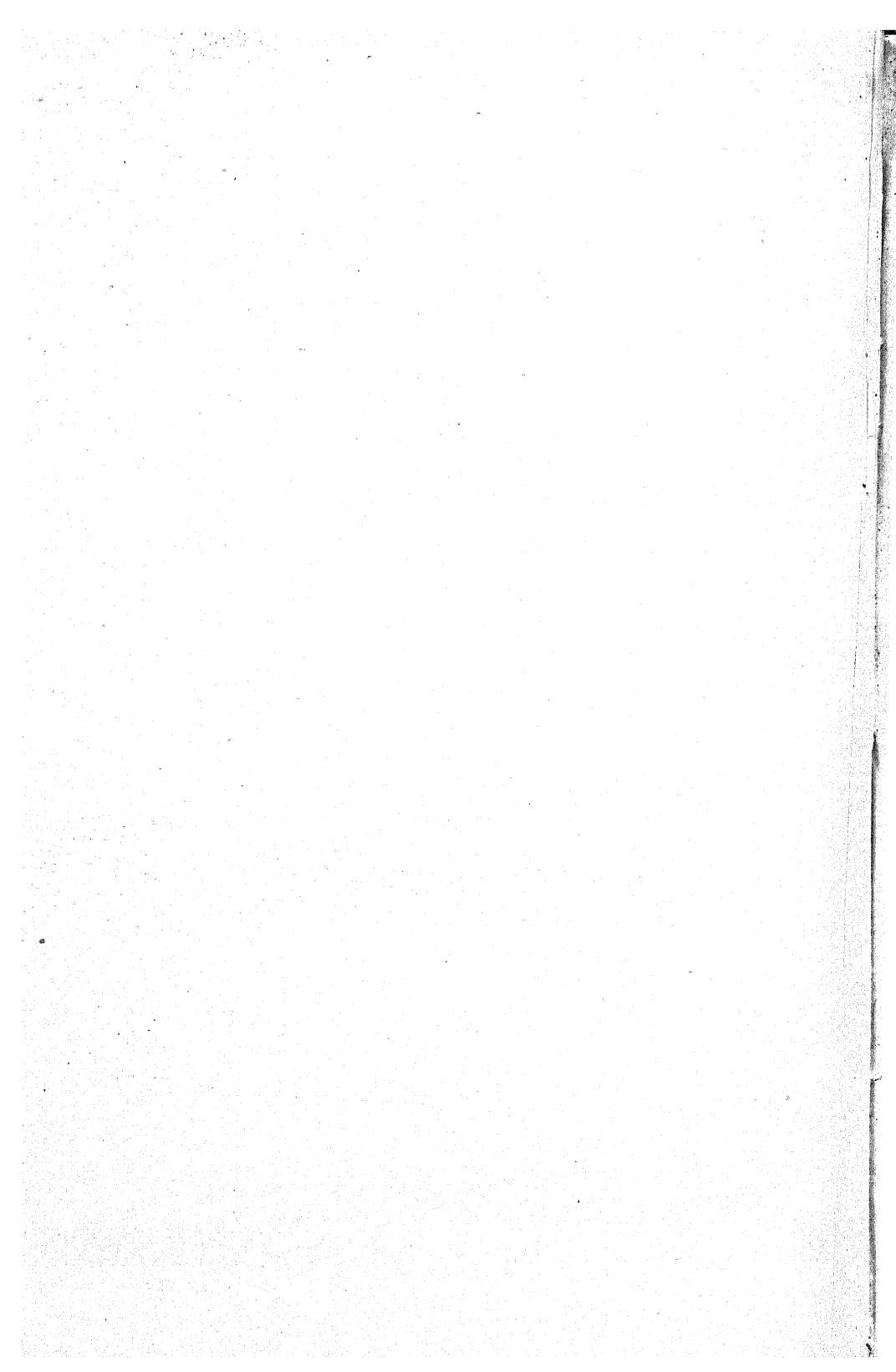
I. *Athyrium Filix-femina.*



BOUAN, Imp.

AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

2. *Blechnum Spicant.*



SUR LA PROTECTION  
DES  
PLANTES VIVACES DE HAUTE MONTAGNE  
PAR  
LA PERSISTANCE DES ORGANES FOLIACÉS

par M. J. BOUGET et Mlle A. DUSSEAU

---

Les nombreux travaux consacrés à l'adaptation des plantes au climat rigoureux des hautes montagnes (en particulier, en France, ceux de BONNIER (1) et de son école) signalent à peine, sans en indiquer l'importance, le rôle protecteur que peuvent jouer, dans la défense contre les intempéries, les organes desséchés, que nous voyons persister remarquablement dans un grand nombre de plantes de montagne.

ALLORGE (2) dans sa thèse, se base sur le classement des types biologiques fait par RAUNKIAER d'après « l'adaptation à passer la mauvaise saison » et d'après le « degré de protection dont jouissent leurs pousses persistantes » ; il se borne à signaler le cas des Hémicryptophytes dont les bourgeons, situés un peu au-dessus du sol, sont protégés par des gaines, des écailles ou les débris des anciennes feuilles.

FLAHAUT (3) indique les mêmes formations et ajoute : « C'est

(1) BONNIER. Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. *Revue générale de Botanique*. 1894.

(2) ALLORGE. Les Associations végétales du Vexin français. p. 49. Th. Sc. Paris, 1922.

(3) FLAHAUT. Nouvelle flore coloriée de poche des Alpes et des Pyrénées, série I, p. 169, Paris, 1907.

sur les rochers les plus secs que l'on observe ces formes étranges, dont nous avons essayé de donner l'idée, on les y cherchera ». Il ne semble pas que le conseil ait été suivi.

Parmi les travaux étrangers, WARMING (1) dit que les gaines et les vieilles feuilles rendent les mêmes services que les écailles des bourgeons, elles protègent la plante contre la transpiration exagérée et la forte lumière, contre les variations de température aussi. HAURI et SCHRÖTER (2) ont bien décrit la formation « en coussinet ». Ils indiquent le rôle de défense de cette formation contre la sécheresse ; les coussinets sont en effet un excellent réservoir d'humidité à cause de leur structure spongieuse et de leur surface d'évaporation réduite ; ils sont aussi un merveilleux système de défense contre le vent auquel ils n'offrent aucune prise.

Les coussinets sont encore un réservoir de chaleur, grâce à la chaleur spécifique élevée de l'eau qu'ils retiennent, ainsi que le signale WARMING (3). Par leur forme et leur structure, ils offrent en outre le minimum de prise aux morsures du froid, aux dégâts que peuvent causer la neige et le verglas ; c'est surtout à ce dernier point de vue que nous les examinerons dans cette étude.

Au point de vue de la lutte contre le froid, deux types de végétaux se rencontrent dans la zone alpine.

1<sup>o</sup> Le premier type comprend les plantes qui, en période hivernale, sont constamment recouvertes de neige ; il en est ainsi, soit parce que ces plantes habitent des creux où la neige persiste plus longtemps qu'ailleurs, soit parce qu'elles s'établissent sur des pentes à l'abri des vents dominants. Les végétaux ainsi placés sont relativement à l'abri du froid ou plutôt des variations de température. Ils ont besoin simplement d'avoir leurs parties vivantes (racines et bourgeons) à l'abri du contact immédiat de la neige et de l'eau de fusion. Cette protection leur est assurée par le feutrage épais d'organes desséchés qui les entoure et par leur formation en coussinet. Celui-ci est généralement trop serré pour laisser pénétrer brutalement la moindre goutte d'eau, il s'imprègne lentement par

(1) WARMING et GRAEBNER. *Oekologischen Pflanzengeographie*. Berlin 1918.

(2) HAURI et SCHROETER. *Versuch einer Übersicht der Siphonogamen Polsterpflanzen*. *Engler's botanische Jahrbücher*, Bd. 50, 1914.

(3) WARMING, *loc. cit.*

capillarité de l'eau nécessaire à la vie de la plante et la conserve dans cette sorte d'éponge.

2<sup>e</sup> Le second type est celui des végétaux exclusivement saxatiles, qui habitent les crêtes rocheuses exposées aux vents, aux avalanches et sur lesquelles la neige disparaît périodiquement et soudainement. Cette disparition les laisse à la merci de l'air froid, des nouvelles chutes de neige, des phénomènes de surfusion, qui risquent de les couvrir brutalement d'une couche de verglas.

Sur les crêtes fortement ventées, les formations en coussinets ras sont les seules qui résistent. Sur les pentes, ces formations sont parfois moins nettes, mais les rameaux sont toujours recouverts d'un feutrage, que d'ailleurs le frottement des glaces descendantes peut endommager au grand détriment de la plante. Le plus souvent, sur les pentes exposées aux avalanches, les plantes ne persistent qu'à l'abri d'un quartier de roche, qui d'ailleurs ne les préserve pas du froid ; là encore un manteau de feuilles mortes leur est précieux.

Les plantes à coussinets et les plantes à gaines persistantes du type des Graminées, appelées « tunicagrass » ont toujours été étudiées comme des plantes xérophiles. On les a comparées aux plantes des régions chaudes et désertiques, et on a insisté sur leur xéromorphisme qui leur permet de résister en altitude à la sécheresse de l'air et du sol. Il est d'ailleurs significatif à ce point de vue que les exemples classiques, toujours cités côté à côté, des plantes à coussinets typiques, soient justement *Silene acaulis*, montagnarde et circumboréale arctique, et *Anabasis aretioides*, saharienne, subtropicale et équatoriale. Or ces types de végétation (coussinets et tunicagrass) sont extrêmement nets chez les plantes du sommet du Pic-du Midi de Bigorre, où nous avons eu l'occasion de les observer.

Nous avons été frappés surtout par l'opposition que présentent les quatre plantes annuelles que l'on trouve au sommet du Pic, (*Iberis spathulata*, *Saxifraga petroea*, *Gentiana tenella*, *Gentiana nivalis*) avec les espèces pérennes appartenant aux mêmes familles et ayant à peu près le même habitat. Les premières (annuelles) ne possèdent que de faibles organes de protection ; les secondes (espèces pérennes) en sont abondamment pourvues. C'est par la description et la comparaison des unes et des autres que nous commençerons.

## I

**Comparaison des types annuels et vivaces.**

*Iberis spathulata* Berg. est une petite théophyte dont toute l'économie est dirigée dans le sens de la production de graines nombreuses ; elle ne se constitue aucun organe de protection, sa brève existence s'écoulant toute à la belle saison, sa tige souvent simple porte quelques feuilles entières un peu charnues, à poils fins, mais l'inflorescence est extrêmement développée et les graines mûrissent rapidement. Une assez forte proportion de ces dernières germe la même année, mais une partie de ces plantules est vouée à une mort certaine. Toutefois, la plante vivant dans les éboulis schisteux, une autre partie importante de ces germinations passe l'hiver à l'abri des cailloux, ce qui explique la précocité de la floraison.

De la même famille une Crucifère pérenne :

*Petrocallis pyrenaica* R. Br. se rencontre aussi bien dans les éboulis que sur les rochers ; on la trouve plus souvent sur les parties calcaires où elle forme de très beaux coussinets ; elle a une tige tout à fait différente, les feuilles des rosettes des années antérieures, desséchées, ont persisté ; ces feuilles sont quelque peu déchirées chez les individus des éboulis dont la tige en s'allongeant a pu glisser sous les cailloux, amener au jour la dernière rosette et fleurir. Ces rosettes sont serrées sur des entrenœuds très courts chez les individus très exposés ; elles forment des coussinets où chacun des nombreux rameaux est devenu une colonnette de disques empilés s'intriquant étroitement avec ceux des colonnettes voisines. Nous avons été obligés de dissocier ces colonnettes, pour mettre en évidence le manchon protecteur qui entoure une frêle tige ; celle-ci se termine par une rosette de feuilles vivantes et une délicate inflorescence d'un mauve rosé.

Les Saxifragés nous offrent encore la même opposition de formes.

*Saxifraga petraea* G. G. (*S. controversa* Sternb.) habite les rochers du sommet du Pic du Midi ; c'est une petite plante annuelle à tige solitaire émergeant d'une simple rosette de feuilles et à peine enracinée.

Au contraire les espèces vivaces telles que :

*Saxifraga Groenlandica* G. G. non L. (*S. Iratiana* Schlutz) ; *S. muscoides* Wulf. (*S. varians* Sieb.) ; *S. bryoides* L. et *S. oppositifolia* L. forment, toutes les fois qu'elles poussent à l'air libre, des colonnettes épaisses plus ou moins étroitement serrées en coussinets. Lorsqu'elles poussent dans les fissures des rochers, l'obscurité relative à laquelle elles sont soumises les amène à allonger leurs entremèvements, mais les rosettes anciennes n'en subsistent pas moins. Dans ce cas, les colonnettes plus souples, plus indépendantes, se glissent plus aisément dans les fentes du rocher. Le rôle des vieilles feuilles comme organe d'assimilation et réservoir d'humidité l'emporte ici sur leur rôle protecteur contre le froid (pl. IX).

Parmi les Gentianes de cette zone, nous trouvons deux petites thérophytées. *Gentiana tenella* Roth. (*G. glacialis* Thom.) et *G. nivalis* L. auxquelles nous opposerons *Gentiana verna* L. et *Gentiana alpina* Will. Toutes quatre poussent sur des replats où la neige demeure plus ou moins et laisse, après fusion, une assez forte humidité; les premières n'offrent naturellement qu'une seule rosette foliaire, tandis que les secondes ont conservé au moins deux ou trois séries de vieilles feuilles ; celles-ci protègent le bourgeon de l'année sur chacune des ramifications de la souche qui sont ordinairement peu nombreuses (pl. X).

## II.

### Description des formes biologiques observées.

*Potentilla nivalis* Lap. est une belle plante des rocailles qui forme des touffes parfois énormes ; elle possède de longs rameaux ligneux rampants. Cette plante est protégée par une enveloppe faite des gaines desséchées et des vieilles feuilles : les bourgeons sont encore mieux enveloppés par les restes non seulement des gaines, mais encore des pétioles foliaires des dernières années.

Sur les individus rabotés par le passage de petites avalanches, la tige est le plus généralement morte, ou bien elle se termine par un chétif bourgeon. Ce dernier contraste violemment avec l'épanouissement de ceux qui ont été protégés (pl. XI).

*Armeria alpina* Willd. présente la même garniture que *Potentilla nivalis* autour de ses bourgeons. On peut la trouver dans les sols les plus variés, depuis les pelouses jusqu'aux pentes les plus abruptes. Selon qu'elle est plus ou moins exposée aux intempéries, elle prend une forme en coussinets ou plus étalée. Les coussinets sont d'autant plus serrés et arrondis que le lieu où pousse la plante est plus exposé.

Mais les formations en coussinets les plus typiques sont offertes par : *Silene acaulis* et *Cherleria sedoides*.

*Silene acaulis* L. — Au sommet du pic du Midi, cette plante nivale s'étale en gazons épais, très serrés. Sur les rochers, les coussinets sont d'une plus grande densité, plus nettement convexes et circonscrits. Ses feuilles sont d'un vert brillant, ses coussinets très réguliers se garnissent de fleurs, d'un rouge plus ou moins vif. L'aspect de ces minuscules tapis de gazon en fleurs lui a fait donner le nom vulgaire de « mousse fleurie ». Dans les régions plus basses, cette plante se dégrade de plus en plus, sa touffe se divise, émet des rameaux divergents, son gazon est plus terne et ses fleurs moins colorées.

*Cherleria sedoides* L. (*Alsine Cherleri* Fenzl.). — Cette plante est une des dernières phanérogames des hauts sommets pyrénéens, une des plus naines. Sur le sol, elle forme des gazons très ras, fort touffus. Dans les anfractuosités des rochers, son port change ; sur les tiges rampantes, les feuilles sont disposées par touffes et forment parfois de petits coussinets suspendus sur les parois des rochers. Les fleurs sont peu apparentes, très petites, d'un vert plus clair que les feuilles. Cette végétation réduite, au feutrage extrêmement dense, ressemble encore plus aux mottes de mousse que les coussinets de *Silene Acaulis*.

*Draba tomentosa* Walhenb. — Exclusivement saxatile dans la zone étudiée, avec son revêtement de poils si caractéristique, cette plante présente encore des formations en coussinets du type dérivant « de la sphère creuse » de HAURI et GRAEBNER. Fortement enracinée, elle enferme au contact du sol, dans un feutrage peu résistant, une poche d'air humide et chaud, isolé de l'extérieur par un « toit » protecteur ; celui-ci est fait de feuilles persistantes, étroitement imbriquées et réunies par leurs longs poils entrelacés.

*Dryas octopetala* L., utilise et conserve la chaleur du sol parce que cette plante pousse en contact étroit avec lui, et le recouvre d'un manteau noir de vieilles feuilles encore solidement attachées aux rameaux ; elle persiste ainsi en des points où le froid se fait particulièrement sentir ; nous la trouvons notamment, au Pic du Midi de Bigorre, à la lisière même des formations voisines de la toundra norvégienne qui ont été étudiées, dans cette zone, par M. FRÖDIN, professeur à l'Université de Lund (Suède).

Chez les Graminées et Cypéracées, nous trouvons le type « tunicagrass ». Chez ces plantes, les gaines des anciennes pousses persistent autour des jeunes bourgeons ; c'est ainsi que chaque pousse de l'année d'*Avena montana* Will. (pl. XII) s'entoure d'un multiple étui et l'ensemble des pousses étroitement serrées les unes contre les autres forme une touffe dense presque impénétrable ; il en est de même de *Festuca violacea* Gaud et de *Poa alpina* L.

*Festuca Eskia* Ram. forme le type le plus parfait de cette végétation. Cette plante connue sous le nom vulgaire « d'herbe piquante » (Eskiala dans le patois des Pyrénées australes et Gispel dans celui des Pyrénées orientales) se distingue par ses feuilles épaisses, très nombreuses, à pointe acérée, qui forment un épais matelas autour de la souche. Les formations protectrices des *Carex* sont du même type.

*Elyna spicata* Schrad. (*Kobresia scirpina* Willd.) possède de nombreuses gaines persistantes qui se déchirent en filaments. Les anciennes feuilles persistent en faisceaux étagés d'où émergent les nouvelles pousses et les frêles épis de la plante.

C'est une formation du même genre que nous offre la base de *Meum athamanticum* Jacq. avec sa succession de gaines déchirées en minces filaments.

Toutefois nous voyons volontiers dans les « Tunicagrass » ces biomorphoses jouer un rôle plus xérophile que thermophile, tandis que les plantes en coussinets nous paraissent aussi bien douées pour lutter contre le froid, le vent, la neige et le verglas, que contre la sécheresse.

# PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DU PROTOPLASMA DES MYXOMYCÈTES

par M. W. SEIFRIZ

---

Certains caractères s'appliquent en général à tout protoplasma. Ainsi tout protoplasma est élastique et glutineux ; il est d'une viscosité modérée ; il est sensible à la blessure ; il possède une structure continue et une organisation. Mais ces caractères généraux, si vrais soient-ils, varient dans de telles proportions qu'on ne peut leur donner une valeur exacte sans spécifier le protoplasma particulier auquel ils s'appliquent et aussi son état actuel.

Considérons, par exemple, deux des propriétés du protoplasma : la viscosité et la sensibilité à la blessure. La première varie d'une valeur de  $0,02 \lambda$  (ou de dix à vingt fois celle de l'eau) à la consistance d'une ferme gelée. Il n'y a donc pas une valeur de viscosité du protoplasma, mais un nombre infini de valeurs.

Que le protoplasma soit sensible à la blessure, cela est évident du fait que c'est un système vivant. Sa sensibilité est parfois extrêmement grande. Un œuf de *Fucus* ou un protozoaire pourra éclater à la plus légère atteinte d'une aiguille ; la configuration mitotique pourra s'affaisser immédiatement et complètement si la cellule (œuf d'Echinoderme) est perforée par l'aiguille du micromanipulateur.

D'autre part, le protoplasma peut être extrêmement résistant aux actions mécaniques (3). Une Amibe tolérera quelquefois la perte de son noyau ; de même si l'on coupe un lobe de son corps, elle vivra plusieurs jours. Elle est susceptible de supporter trois opérations successives, chacune entraînant la séparation d'une assez grande partie de son corps, jusqu'à être réduite de moitié ; mais

dans ce dernier cas, elle ne peut vivre longtemps. Le protoplasma en mouvement peut s'arrêter instantanément au contact de l'aiguille, et ensuite recommencer à couler comme si de rien n'était. On ne peut donc pas dire que le protoplasma soit très sensible ou très résistant ; il peut être l'un et l'autre. La même variabilité peut se trouver dans toutes les réactions protoplasmiques. La vie elle-même est dans un état constant de changement. Ce fait est particulièrement évident dans les réactions protoplasmiques : la viscosité, l'élasticité, la perméabilité, la sensibilité, etc. changent perpétuellement. Négliger d'apprécier ce fait, c'est négliger d'apprécier le caractère le plus fondamental de la substance vivante.

L'introduction de la technique de la culture des Myxomycètes a mis, à la disposition des biologistes, le matériel de choix qui convient à une grande variété d'expériences, et notamment à celles de micro-dissection. Un milieu très favorable à la culture des Myxomycètes a été indiqué par HOWARD (1). C'est de la souche qu'il nous a fournie qu'ont été obtenues les cultures ayant servi au présent travail. Le milieu est simplement du gruau d'avoine avec de l'agar dans les proportions suivantes :

Gruau d'avoine .....	15 gr.
Agar .....	30 gr.
Eau .....	1.000 cc.

Le mélange est chauffé à l'autoclave et versé ensuite dans les flacons de cultures. Des fragments de plasmodes frais ou de sclerotium secs sont placés sur le milieu gélifié. Après un jour ou deux, le développement commence ; les jours suivants, la plus grande partie de la surface des verres de cultures peut être recouverte de plasmodes.

Pour travailler avec le micromanipulateur, il est nécessaire de transporter le matériel sur une mince lamelle de verre qui servira ensuite de couvercle à la chambre humide. Dans ce but, il est commode de faire ramper le plasmode sur une lamelle placée sur son chemin. Il semble étrange que le plasmode paraisse « préférer » à la lamelle qui lui est offerte la surface d'autres verres. Ceci est peut être dû à une substance toxique contenue dans le verre récemment introduit et qui n'existerait pas dans le verre usagé. Mais, avec plusieurs lamelles piquées verticalement dans le milieu gélosé sur lequel se

déplace un fragment de plasmode, on obtient généralement, au bout de deux jours, une lamelle recouverte du plasmode. Les récipients de culture doivent être soigneusement fermés pour bien conserver l'humidité.

Une lamelle avec du plasmode est renversée sur la chambre humide. Les aiguilles fines de verre employées pour la dissection entrent dans la chambre par les côtés. Elles sont actionnées par un micromanipulateur.

Les recherches relatées ici ont été faites à Paris, au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle. Je reste très obligé à son directeur, M. le professeur ALLORGE et à ses collaborateurs, le Sous-Directeur M. HEIM, M. R. LAMI et M. LEFÈVRE de leur aide précieuse et courtoise.

Le plasmode d'un Myxomycète peut exister sous deux formes. Il peut être constitué soit par un filament unique, soit par une surface de protoplasma perforée et sillonnée par plusieurs artères anastomosées. Dans le filament unique, comme dans les artères, le protoplasma coule rapidement, dans une seule direction, pendant un certain temps. Après quelques secondes, ce mouvement s'inverse. A la périphérie du plasmode, des prolongements protoplasmiques (pseudopodes) se forment. La force du protoplasma fluant fait avancer le plasmode.

*Viscosité.* — On peut considérer, dans le plasmode d'un Myxomycète, trois degrés majeurs de viscosité, avec tous les degrés intermédiaires. Le degré le plus bas de viscosité est celui du protoplasma qui coule le plus rapidement. Mais la rapidité du courant à elle seule ne peut fournir une idée exacte de la viscosité. Le protoplasma fluant n'est pas très fluide, sa consistance est sensiblement celle de l'huile d'olive. Il n'est pas cependant possible d'en donner une valeur exacte, car, lorsqu'il s'arrête, sa viscosité augmente.

Il existe des lames de protoplasma interposées entre les artères ; leur viscosité à l'état immobile est analogue à celle d'une gelée molle offrant peu de résistance au mouvement d'une aiguille. (Comparable à peu près à la pâte à pain).

Recouvrant le plasmode entier, c'est-à-dire les artères et le protoplasma intermédiaire, se trouve une membrane relativement

dure de plasma ferme et élastique, appelée la membrane protoplasmique. Elle possède, à l'état de repos, la rigidité d'une gelée ferme.

L'existence de cette membrane morphologiquement définie sur le protoplasma appelé « nu », est facilement démontrée lorsqu'on déchire un plasmode à l'aide d'une micro-aiguille. Presque toujours c'est la couche externe, c'est-à-dire la membrane protoplasmique, qui est la dernière rompue par suite de sa plus grande résistance. Cette membrane peut être souvent étirée sur une assez grande longueur; et, si elle est rompue par cette manœuvre, elle se rétracte ensuite comme un ruban de caoutchouc.

Ces trois valeurs principales de viscosité, si elles caractérisent le plasmode dans son ensemble, sont cependant susceptibles de changements. Quand le protoplasma fluant s'arrête un moment, sa viscosité augmente; par contre, si le protoplasma situé entre les artères commence à couler, sa viscosité diminue. La variation la plus marquée de la viscosité se trouve à la surface. Evidemment, la membrane d'un pseudopode doit être fluide pour que le protoplasma puisse avancer. Normalement la membrane n'est jamais très tendue parce que sa surface se trouve constamment accrue par la matière venant de l'intérieur. Pour que cet accroissement en surface et le mouvement qui en résulte puissent se produire vers l'avant, il faut que la membrane rigide devienne fluide. Une telle différence de viscosité entre la membrane d'un pseudopode en mouvement et la membrane du protoplasma immobile, peut être facilement démontrée sur une amibe. Si l'on fait pénétrer une aiguille dans l'extrémité d'un pseudopode en mouvement en l'enfonçant lentement, le protoplasma se réparera comme le ferait une goutte d'eau; mais, quand ce même pseudopode devient inactif, et que l'on continue à enfoncer l'aiguille, la membrane se déchire et laisse la marque d'une blessure. Un examen des travaux publiés (6) indique combien sont variés les résultats obtenus sur la viscosité du protoplasma et montre la grande influence des facteurs externes.

*Elasticité.* — Quand le protoplasma possède une viscosité suffisante pour permettre de le saisir à l'aide d'aiguilles, il montre toujours des qualités d'élasticité. Il n'y a pas d'exception à cette règle, sauf parfois quand le protoplasma est mort. Si le protoplasma est en mouvement, il n'est pas possible de démontrer aisément ces quali-

tés élastiques. On note cependant certains indices d'élasticité. Ainsi SCARTH (5) pense que l'aspect du protoplasma fluant se manifeste même dans le cas où le filament de protoplasma est librement suspendu. Aucune raison n'autorise à penser qu'une augmentation de viscosité serait, à elle seule, capable de conférer l'élasticité au protoplasma si cette propriété n'était pour lui une caractéristique constante.

On doit faire une distinction entre l'élasticité, au sens strictement physique, et l'extensibilité. Le protoplasma peut présenter une assez forte élasticité et une certaine rigidité, en même temps qu'une faible extensibilité, ou le contraire.

Les excellents films cinématographiques de COMANDON et de FONBRUNE donnent un exemple très convaincant de l'élasticité du protoplasma. Quand les leucocytes touchent, en passant, les globules rouges, ils y adhèrent souvent, et avec une telle tenacité qu'ils peuvent obliger le protoplasma à s'étirer sensiblement. Quand le filament protoplasmique ainsi formé se rompt, il revient sur lui-même, comme un ruban de caoutchouc. Ce fait indique également la qualité glutineuse du protoplasma, qualité très importante dans la vie des cellules animales. Ces cellules sont capables de se joindre et de former des tissus, grâce à la glutinosité de leur protoplasma.

L'élasticité du protoplasma est considérablement modifiée par les sels, comme l'ont si bien montré FAURÉ-FREMIET, et d'autres. L'allongement maximum d'un filament de protoplasma que l'on étire est considérablement diminué par le sodium ; le magnésium n'a aucun effet ; le calcium l'augmente fortement.

L'élasticité du protoplasma est une propriété d'une importance fondamentale, et la preuve la plus significative que nous ayons de sa structure sub-microscopique.

*Sensibilité.* — Quand une aiguille entre dans le protoplasma vivant, mais immobile, il n'y a ordinairement aucune réaction visible. Mais, quand l'aiguille pénètre dans le protoplasma fluant, on observe ordinairement une réaction immédiate. Lorsqu'une Amibe en mouvement est percée par une aiguille, en général, elle s'arrête, contracte ses pseudopodes et reste au repos, puis elle commence un mouvement actif et donne tous les indices d'un « effort » pour s'échapper. Elle peut même aller jusqu'à se séparer de la partie de son corps retenue

par l'aiguille. Un plasmode ne montre pas, dans le même cas, des réactions si complexes.

Après que le plasmode fluant s'est arrêté, par suite d'une blessure, il reprend généralement aussitôt son mouvement. Bien que l'aiguille demeure dans le protoplasma, celui-ci la débordera tout simplement. Dans tous mes travaux de dissection des Myxomycètes, je n'ai pas trouvé une seule exception à la règle suivant laquelle le protoplasma fluant donne une réaction immédiate sous l'action de l'aiguille.

La piqûre d'une aiguille diminue invariablement la vitesse du mouvement, et, habituellement, l'arrête temporairement, mais jamais il n'y a accélération.

Sans vouloir attribuer à cette observation une valeur définitive, on peut remarquer cependant, en passant, qu'elle concorde avec celle de NICHOLS (2) mais elle diffère de celles d'autres auteurs. Que certains stimulants augmentent la vitesse, cela a été démontré par MARTENS (4) pour la température, et par d'autres pour les sels.

Il se peut que la réaction ne soit que momentanée ; mais aussi, elle peut être assez sévère pour causer la mort.

Ce dernier fait se produit parfois pour les œufs et les Protozoaires qui peuvent réellement éclater à la moindre piqûre de l'aiguille. Ce cas est le plus extrême de la sensibilité du protoplasma. La plus grande résistance du protoplasma est montrée par l'expérience sur un plasmode qui continue son mouvement actif après plusieurs sérieuses déchirures.

D'après cela, on voit combien il serait futile d'avancer une assertion générale au sujet de la sensibilité du protoplasma.

Il n'y a pas de raisons de croire que, dans tous les cas, le protoplasma ait les mêmes réactions sous l'influence d'un même facteur extérieur. A certains égards, le protoplasma d'un Myxomyète est semblable à celui d'une feuille ; mais, à beaucoup d'autres égards, il est fondamentalement différent.

*Immixtion du protoplasma.* — La description originale du protoplasma par DUJARDIN est d'une extraordinaire exactitude. Il dit :

« Je propose de nommer ainsi ce que d'autres observateurs ont appelé une gelée vivante, cette substance glutineuse, diaphane,

insoluble dans l'eau, se contractant en masses globuleuses, s'attachant aux aiguilles de dissection, et se laissant étirer comme du mucus, enfin se trouvant, dans tous les animaux inférieurs, interposée aux autres éléments de structure ».

Aujourd'hui, après un siècle, cette description de la substance vivante est exacte, jusque dans ses moindres détails. La partie de la description qui nous intéresse en ce moment est celle de l'immixtion du protoplasma dans l'eau. Cette immixtion est, non seulement, intéressante par elle-même, mais aussi parce qu'elle a une importante relation avec la structure protoplasmique et l'organisation cellulaire.

Quand le plasmode est déchiré, le protoplasma ne montre aucune tendance à se mêler à l'eau environnante. Ceci est vrai du protoplasma qu'il soit liquide et déborde librement, ou non, mais seulement à la condition que ce protoplasma garde son identité : c'est à dire qu'il reste vivant. La membrane protoplasmique empêche normalement l'immixtion du protoplasma ; cependant l'immixtion du protoplasma ne dépend pas uniquement de la membrane, mais de sa structure continue.

Il faut soigneusement distinguer l'immixtion, au sens de solubilité, de l'immixtion au sens de l'imbibition. Un sel est soluble dans l'eau mais une éponge ou un buvard s'imbibent d'eau. Le protoplasma absorbe l'eau par imbibition, ce qui est la conséquence de sa structure. Le protoplasma n'est pas soluble dans l'eau.

*Structure.* — Le protoplasma, vu au microscope, présente l'apparence d'une émulsion (7). L'émulsion vivante peut être très fine ou grossière. SPEK a observé que, dans le protoplasma, les plus petites particules se fusionnent quand elles viennent au contact les unes des autres. Ce fait met en évidence la nature liquide de ces particules qu'on a appelées granules. Quand les globules sont gros et disposés régulièrement et sous pression, on a la structure alvéolaire bien connue depuis BURCHLI. Ainsi toutes les hypothèses connues sous les noms de structures granulaires, alvéolaires, vacuolaires, etc. se rapportent toutes aux formes d'une « émulsion ». Mais cette émulsion est une donnée purement superficielle ; il y a cependant des savants qui considèrent une émulsion ultra-microscopique comme la structure fondamentale du protoplasma. Mais alors si les théories basées sur ce concept étaient vraies, il serait nécessaire, pour l'émulsion vi-

vante, de pouvoir inverser sa structure comme celle d'huile dans l'eau en celle d'eau dans l'huile : or, il n'est pas démontré que l'émulsion protoplasmique s'inverse. De plus, les propriétés protoplasmiques telles que l'élasticité, l'imbibition et la coagulation indiquent que la substance vivante est un colloïde hydrophile analogue à la gélatine. La structure dite « émulsoïde » des gels a été entièrement abandonnée par les chimistes.

Prenons, par exemple, le lait. On a coutume de le considérer comme une émulsion, mais, quand le lait se coagule, ce n'est pas l'émulsion d'un corps gras (le beurre) qui se transforme, mais la protéine (caséïnogène). Il en est de même pour le protoplasma.

Il est généralement admis que la structure des gelées élastiques du type gélatine et protoplasma est un enchevêtrement ou un lacis de fibres longues, ténues, cristallines, de dimensions moléculaires ou colloïdales. Cette structure n'est pas visible, mais elle est nécessitée par les propriétés des gelées élastiques. Un témoignage indirect de sa présence dans le protoplasma est fourni par la structure fibrillaire qu'on observe quand le protoplasma vivant est fixé. Cette structure est bien connue dans les préparations histologiques. On peut aussi la constater dans le protoplasma vivant, examiné dans des conditions favorables. Quand le plasmode est déchiré, le protoplasma montre souvent une structure fibrillaire distincte.

L'enchevêtrement des fibres ultra-microscopiques donne au protoplasma une structure en treillis qui est la condition mécanique de ses propriétés d'élasticité. Evidemment, ce treillis est très mobile quand le protoplasma est en mouvement : et il est rigide si le protoplasma est d'une grande viscosité (gélatinisé). Le pouvoir de se transformer d'un état liquide en un état rigide est bien connu maintenant comme propre à certaines gelées. Ce phénomène se nomme « thixotropie » et il est caractéristique du protoplasma. La structure que nous avons mentionnée ici est, sous une forme ou une autre, largement répandue dans la nature. Un enchevêtrement d'éléments linéaires constitue non seulement un système mécanique satisfaisant l'interprétation des propriétés physiques du protoplasma, mais encore il aide à la compréhension de l'organisation du protoplasma.

Il est difficile de concevoir un système vivant sans une structure continue.

Je reste très obligé à MM. R. LAMI et COMANDON de s'être intéressés à cet article.

### BIBLIOGRAPHIE

1. HOWARD, F. L. — Laboratory cultivation of Myxomycete plasmodia. *Amer. Journ. Bot.* **18**, 624 (1931).
2. NICHOLS, S. P. — Methods of healing in some algal cells. *Amer. Jour. Bot.*, **9**, 18 (1922).
3. NICHOLS, S. P. — The effect of wound upon the rotation of the protoplasm in the internodes of *Nitella*. *Bull. Torrey Bot. Club*, **52**, 351 (1925).
4. MARTENS, P. — Nouvelles recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. *La Cellule*, **39**, 167 (1929).
5. SCARTH, G. M. — The structural organization of plant protoplasm in the light of micrurgy. *Protoplasma*, **2**, 189 (1927).
6. SEIFRIZ, W. — Viscosity values of protoplasm as determined by microdissection. *Bot. Gaz.*, **70**, 360 (1920).
7. SEIFRIZ, W. The alveolar structure of protoplasm. *Protoplasma*, **9**, 177 (1930).

# ÉTUDE BIOCHIMIQUE DE *BACTERIUM XYLINUM*

par Mlle COZIC

(Suite)

---

## CHAPITRE IV

### MÉTABOLISME DE *BACTERIUM XYLINUM*

---

- § 1. Introduction.
- § 2. Technique et erreurs des mesures. Préparation des zooglées, détermination des poids secs.
- § 3. Conditions optima d'expérimentation.  
pH — tampon — concentration — âge de la zooglée — quantité de zooglées.
- § 4. Alcools.
- § 5. Polyalcools.
- § 6. Esters et éthers de polyalcools.
- § 7. Oses, osides.

#### § 1. — Introduction.

La quantité de  $O^2$  consommée en fonction de l'aliment et du milieu par les bactéries acétiques a été étudiée par H. QUÉRÉ (*B. Bordeaux*) et A. REID (*B. pasteurianum*) la même année, 1931, par WIELAND et BERTHO de 1928 à 1931, par TAMIYA et TANAKA en 1930 et TANAKA, 1931 (*B. pasteurianum*).

Les bactéries cétones n'ont pas encore été étudiées, *B.*

*xylinum* grâce à ses propriétés parfaitement déterminées est un sujet de choix. Deux problèmes se posent :

1<sup>o</sup> — Quelles sont les molécules que la bactérie est capable d'oxyder ?

2<sup>o</sup> — Les molécules assimilables comme aliment de croissance par la bactérie sont-elles identiques aux molécules qu'elle peut oxyder ?

L'expérience montre que la bactérie oxyde les molécules qui lui servent d'aliment de croissance et celles-là seulement.

Les alcools et les sucres étudiés au point de vue de leur oxydabilité par *B. xylinum*, se divisent nettement en trois groupes :

1<sup>o</sup> — Les corps où la vitesse de consommation d'oxygène est plus grande que sur milieu minéral, (2 à 3 fois plus grande), et se maintient pendant plusieurs heures à ce niveau constant. Ces corps sont identiques à ceux qui permettent la croissance de la bactérie dans la mesure où ceux-ci ont été étudiés.

2<sup>o</sup> — Les corps où la vitesse de consommation d'oxygène est la même que sur le milieu minéral. Certains de ces corps donnent, au moment où on les ajoute à la suspension bactérienne, un « coup de fouet » à la vitesse de la respiration ; mais cette excitation ne se prolonge pas au-delà de quelques quarts d'heure (alcool méthylique, éthylglycol).

3<sup>o</sup> — Les corps où la vitesse est plus faible que sur milieu minéral : il y a effet narcotique, inhibition de la respiration. C'est le cas des alcools supérieurs, butylique et amylique, des monoformine et monochlorhydrine du glycol, c'est le cas des esters de l'acide bromacétique.

### § 2. — Technique et erreurs des mesures.

#### Préparation des zoogées. Détermination des poids secs.

##### a) Technique des mesures.

La respiration de *B. xylinum* est mesurée au moyen de la méthode manométrique de O. WARBURG.

Cette méthode a déjà été décrite maintes fois en détail (O. WARBURG, L. GENEVOIS, 1928).

Le tissu à étudier est divisé en petits morceaux et mis en suspension dans une solution appropriée. Un volume constant de cette

suspension et voisin de 2 cc est placé dans un petit récipient relié à un manomètre, le tout formant un système parfaitement clos. Le récipient est pourvu d'un godet intérieur, destiné à recevoir la soude qui absorbe au fur et à mesure le gaz carbonique dégagé par la respiration du tissu, lorsque l'on veut étudier le O<sub>2</sub> consommé.

b) Erreurs des mesures.

Les causes d'erreur de la méthode de WARBURG appliquée à *B. xylinum* sont peu importantes ;

1<sup>o</sup> — L'erreur de lecture des dénivellations manométriques est très faible et, puisque l'observateur est toujours le même, les erreurs sont toutes de même sens.

2<sup>o</sup> — L'erreur due à la pesée de zooglée n'intervient que dans la détermination des I<sub>o<sup>2</sup></sub> qui est déjà, dans notre cas, une valeur arbitraire : le poids de bactéries vivantes et le poids de zooglée étant considérés comme proportionnels.

3<sup>o</sup> — L'erreur due à la détermination du pH, celui-ci influant sur la consommation d'oxygène. Pour cette raison, nous avons choisi les pH des expériences dans la région où les variations de celui-ci ont une moindre importance.

4<sup>o</sup> — L'erreur due à la pesée de la substance étudiée ; elle est rendue minimum en employant la concentration de 4 % pour laquelle les variations de consommation d'oxygène corrélatives aux variations de concentration sont relativement faibles.

5<sup>o</sup> — L'erreur due à l'agglutination de petits fragments de zooglées qui influent sur la régularité de la consommation d'oxygène. A pH 3 et 4 cette agglutination est presque de règle et elle a lieu même à pH 5 : mais jamais à un pH moins acide et, pour cette raison, nous avons effectué nos expériences entre pH 5,5 et pH 6,5.

Malgré ces faibles causes d'erreur, il se trouve de temps en temps des résultats aberrants : une zooglée respire beaucoup plus que la plupart des zooglées. Pour éviter l'utilisation de chiffres ainsi faussés, nous avons employé le plus souvent possible la méthode d'addition de la substance, au cours de l'expérience, alors que l'on connaît déjà la consommation d'oxygène dans le milieu sans aliment. Quand ceci n'est pas possible, parce qu'une autre substance doit être ajoutée, nous avions cependant un point de repère par le témoin sans aliment que nous avons conservé dans chaque expérience.

Les résultats donnés dans les tableaux sont les seuls résultats normaux, les résultats aberrants étant éliminés.

Il ne faut cependant pas attribuer aux chiffres donnés une importance absolue, on voit d'ailleurs que même dans des conditions identiques, avec des témoins consommant exactement les mêmes quantités d'oxygène, on n'obtient pas toujours les mêmes résultats. Ce qui est absolument certain, c'est l'ordre de grandeur et le sens de variation des expériences.

c) Préparation des zooglées, détermination des poids secs.

Le milieu sur lequel nous avons cultivé les bactéries destinées à l'étude était de l'autolysat de levure préparé comme nous l'avons déjà indiqué, dilué de manière à contenir 5 g. par litre d'extrait sec et additionné de 40 g. par litre de glycérol. Les zooglées apparaissent après 4 ou 5 jours de culture à 27°. Une première expérience nous a montré que le liquide était trop pauvre en bactéries pour permettre une mesure de la respiration, comme l'indiquent les chiffres ci-dessous :

2 cc<sup>3</sup> liquide seul : 1 mm<sup>3</sup> d'oxygène consommé par heure.  
2 cc<sup>3</sup> de liquide contenant un hachis de zooglée correspondant à 25 mg. de zooglée sèche : 16 mm<sup>3</sup> d'oxygène consommé par heure.

On voit au contraire que les zooglées sont fort riches et pour toutes nos expériences nous avons utilisé des zooglées provenant de cultures faites dans des fioles d'Erlenmeyer de 300 cc<sup>3</sup> à raison de 20 cc<sup>3</sup> de liquide par fiole soit dans une couche de 5 mm.

Les membranes ainsi préparées étaient de dimensions constantes : 7 cm de diamètre, la surface étant celle du fond de la fiole, l'épaisseur celle du liquide, soit environ 28 cm<sup>2</sup> de surface, 14 cc<sup>3</sup> de volume.

Le tableau ci-dessous indique le poids moyen des zooglées d'après leur âge. Nous avons toujours considéré la quantité de bactéries présentes comme proportionnelle au poids de membrane utilisé :

$$q \text{ bactéries} = p \text{ poids de zooglées} \times K.$$

K est presque impossible à déterminer étant donnée l'étroite liaison des bactéries et de la membrane qu'elles秘rètent.

Nous avons les poids secs des zooglées :

## POIDS DE ZOOGLÉES SÈCHES EN MG.

1/2 zooglée de	9 jours	106	104
—	10 —	123	124
—	16 —	113	128
—	20 —	120	126
—	25 —	69	90
Moyenne .....	105	112	

Poids moyen d'une zooglée :  $105 + 112 = 217$  mg.

Or, on utilise en général 1/8 environ de zooglée fraîche soit environ 27 mg. de zooglée sèche. En pesant à plusieurs reprises le poids de zooglée utilisée, nous avons toujours trouvé des chiffres très voisins de 25 mg. Dans toutes les expériences nous nous sommes basée sur ce chiffre pour calculer les  $I_{0^2}$ .

Avant d'être utilisées, les zooglées bien égouttées sont lavées à l'eau jusqu'à ce que le liquide de lavage ne donne plus la réaction de la dioxyacétone, (mais sans exagérer pour éviter d'arracher les corps microbiens à la membrane) elles sont ensuite lavées avec le milieu dans lequel elles doivent être étudiées afin d'en être bien imprégnées.

Chaque zooglée est alors divisée en huit morceaux égaux, un de ceux-ci séché à l'étuve peut servir de vérificateur du poids.

Chacun des autres huitièmes est déposé sur un verre de montre avec la solution dans laquelle on veut l'étudier : il y est laissé quelques minutes, puis on décante ce liquide, et la zooglée est finement hachée avec de bons ciseaux sur le verre de montre et introduite dans un des petits récipients décrits ci-dessus, avec deux cc<sup>3</sup> de solution, de manière à obtenir une suspension homogène.

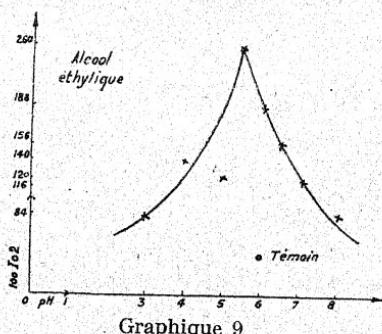
La substance à étudier est dissoute au préalable dans la solution à raison de 4 g. % ou bien 0,4 cc<sup>3</sup> d'une solution à 20 % sont placés dans l'ampoule latérale et ajoutés au cours de l'expérience.

Nous avons toujours employé des solutions tampons, afin de maintenir aussi constantes que possible les conditions de l'expérience. Deux types de tampons ont été utilisés : des tampons au phosphate (phosphate monopotassique et phosphate dipotassique) et tampons au citrate (acide citrique et soude). Dans l'étude de l'influence des tampons nous verrons que notre choix s'est porté sur les tampons au citrate et pourquoi.

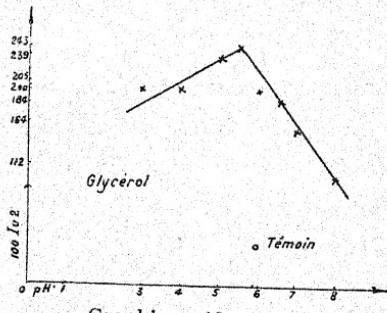
Sauf indication contraire, toutes les expériences ont été effectuées à la température de 25°, pendant 1 h. 30 ou 2 h., avec un tampon citraté, en employant la concentration de 4 % pour la sub-

stance étudiée et en utilisant 25 mg. de zooglée (ou plus exactement en employant un poids de zooglée correspondant à 25 mg. de zooglée sèche.)

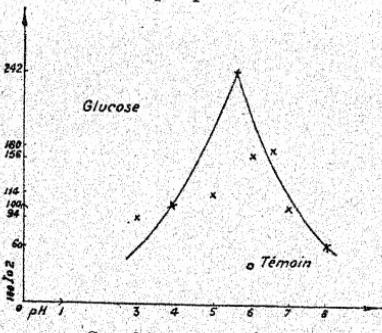
L'âge de la zooglée utilisée pour chaque expérience est toujours indiqué et la valeur du pH de la solution, pH mesuré par la méthode des indicateurs de CLARK.



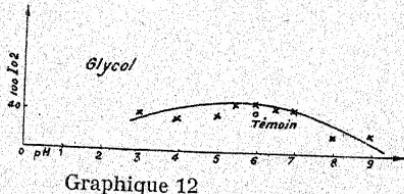
Graphique 9



Graphique 10



Graphique 11



Graphique 12

Dans tous les tableaux et dans toutes les courbes, les  $I_0^2$  sont exprimés en 100  $I_0^2$ , étant donnée leur faible valeur, en effet, pour le témoin,  $I_0^2$  serait 0,4 et 100  $I_0^2$  devient 40. Les chiffres sont ainsi plus facilement comparables.

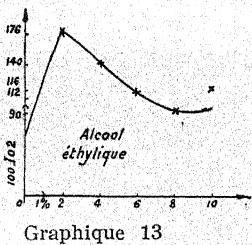
### § 3. — Influence du pH.

Les quatre courbes ci-après expriment les variations des  $I_0^2$  en fonction du pH sur différents aliments : alcool éthylique, glycérol, glucose, glycol. Les trois premières sont favorables à la croissance de *B. xylinum*, le glycol non.

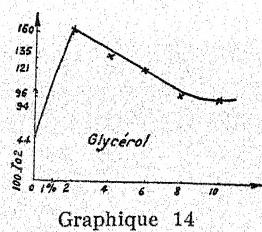
On voit que la consommation d'oxygène est très faible pour ce dernier, mais pour les trois autres qui représentent les principaux types d'action de *B. xylinum*, les courbes sont semblables : elles ont toutes trois un point de rebroussement très net pour pH 5,5. Nous avons déjà vu que l'agglutination empêchait d'opérer un pH inférieur à 4, ce point de rebroussement est aussi à éviter et nous avons en conséquence opéré habituellement à un pH voisin de 6.

#### *Influence du tampon.*

Nous avons comparé la consommation d'oxygène de *B. xylinum* dans les différents milieux avec les tampons phosphate et citrate et avec le milieu non tamponné. Etant donné la formation d'acide dans le cas de la respiration sur alcools ou oses, il est préférable d'employer toujours un tampon.



Graphique 13



Graphique 14

Il semble bien de plus que le tampon citrate soit préférable au tampon phosphate pour deux raisons : les résultats se rapprochent davantage de ceux que l'on obtient dans le milieu non tamponné, de plus les consommations d'oxygène dans les milieux au citrate sont plus constantes que dans les milieux au phosphate.

Ainsi dans des conditions analogues, en milieu phosphaté avec l'alcool éthylique comme aliment,  $I_{0^2}$  varie de 1,68 à 5, cependant que les  $I_{0^2}$  des témoins varient de 0,44 à 0,48. De même pour le glucose  $I_{0^2}$  varie de 1,56 à 3,16. Dans les milieux au citrate,  $I_{0^2}$  varie pour l'alcool éthylique de 1,14 à 1,48 et pour le glucose de 1,00 à 1,08.

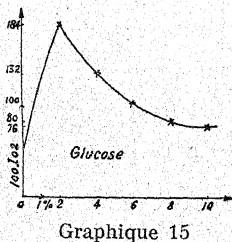
Tableau 7.

## ÉTUDE DE L'INFLUENCE DU TAMPON

	AGE DES ZOOGLÉES	DATES DES EXPÉRIENCES				
		5/12/32	3/11/32	29/10/32	23/12/32	28/10/32
Aliment	15 jours	13 jours	10 jours	15 jours	12 jours	
	Sans tampon	tampon phosphate	tampon phosphate	tampon citrate	tampon citrate	
Témoin sans aliment	43	44	48	53	52	
Alcool éthylique .....	114	168	300	114	148	
Glycérol .....	164	120	184	180	168	
Glucose .....	100	156	316	100	108	
Glycol .....	22	41		30		

*Influence de la concentration en aliment.*

Les courbes 13, 14, et 15 indiquent les variations des  $I_{0^2}$  sous l'influence des variations des concentrations en aliment. On voit que les concentrations élevées ont une action inhibitrice. Nous avons toujours opéré avec une concentration de 4 %.



Graphique 15

*Influence de l'âge de la zooglée.*

Quel que soit le milieu, les zooglées de 9 à 16 jours consomment des quantités à peu près constantes d'oxygène permettant d'avoir ainsi, d'une zooglée à l'autre, des résultats comparables.

Dans toutes nos expériences nous avons indiqué l'âge des zooglées utilisées qui étaient naturellement choisies entre ces limites d'âge.

Tableau 8.

## ETUDE DE L'INFLUENCE DE L'AGE DE LA ZOOGLEÉE.

Concentration en aliment : 4 %.  $100 I_0^2$  à T. =  $25^\circ$   
 $pH = 6$  avec tampon acide citrique et soude.

AGE DE LA ZOOGLEÉE EN JOURS	DATES		
	19/12/32	8/12/32	20/12/32
ALCOOL	GLUCOSE	GLYCÉROL	
3	176	176	123
6	125	111	94
9	184	156	182
10	190	160	184
16	200	180	218
20	44	112	48
25	40	80	36

*Classification de différents corps par leur influence sur la consommation d'oxygène de B. xylinum.*

Nous avons effectué les expériences suivantes : addition de l'aliment à un milieu tamponné au citrate et à un milieu tamponné au phosphate. Les résultats ne sont pas sensiblement différents. On voit (tableau 9) que les corps utilisés peuvent, comme nous l'avons déjà indiqué, être classés en trois catégories : les uns, comme l'alcool éthylique, le glycérol, le lévulose, le glucose, la monoacétine du glycérol, augmentent considérablement la consommation d'oxygène de la zooglée,  $100 I_0^2$  passe de 40 environ à au moins 160 ; les autres, comme l'autolysat de levure, la diacétine du glycérol, n'ont pas d'influence prononcée sur la consommation d'oxygène qui se maintient au niveau de celle du témoin ; enfin une troisième catégorie comprend les corps qui, comme le glycol, la triacétine du glycérol, abaissent la consommation d'oxygène,  $100 I_0^2$  descendant à 25 environ.

On serait tenté, après la première heure d'expérience, de ranger l'éthylglycol par exemple dans le premier groupe, cependant en prolongeant l'expérience pendant trois heures, on voit (tableau 10) que la consommation d'oxygène ne se maintient constante que pour

la première catégorie de corps : le galactose, le saccharose, l'alcool éthylique, l'alcool propylique, le sorbitol, le mannitol, le mannose, le glucose, alors qu'elle diminue considérablement pour le lactose, l'alcool méthyllique, le méthylglycol, l'éthylglycol, les acétates de méthyl et d'éthylglycol. L'addition de la substance a produit une espèce de « coup de fouet », mais l'excitation ne s'est pas prolongée.

De tous les corps essayés seul parmi ceux qui font partie du premier groupe, la monoacétine du glycérol n'avait jamais été utilisée comme substrat de croissance de *B. xylinum* et nous avons été heureuse d'obtenir avec cet aliment de magnifiques zooglées. Nous n'avons pas obtenu de culture sur la diacétine, sur la triacétine du glycérol, ni sur les acétates de méthyl et d'éthyl glycol, comme il était d'ailleurs à prévoir, d'après l'effet de ces corps sur la respiration de *B. xylinum*. En somme, la bactérie oxyde les molécules qui lui servent d'aliment de croissance et celles-là seulement.

Tableau 9.

SUBSTANCE NUTRITIVE DANS L'AMPOULE LATÉRALE VERSÉE  
APRÈS UNE HEURE D'EXPÉRIENCE

Concentration en aliment : 4 %  
pH : 6

100  $I_0^2$  à T = 25°

AGE DES ZOOGLES TAMPON	DATES DES EXPÉRIENCES			
	3 / 11 / 32 10 JOURS PHOSPHATE		3 / 12 / 32 11 JOURS CITRATE	
	$I_0^2$ Avant	$I_0^2$ Après	$I_0^2$ Avant	$I_0^2$ Après
Témoin .....	44	44	48,4	48,4
Alcool éthylique.....	(126) <sup>1</sup>	168	(120) <sup>1</sup>	184
Glycol .....			47,6	25
Glycérol .....	48	164	48	184
Monoacétine du glycérol .....			48	180
Diacétine du glycérol..			48	46
Triacétine du glycérol..			47	32
Glucose .....	41	166		
Lévulose .....	50	186		
Ethylglycol .....		*	48	80
Autolysat de levure ....	44	72		

(1) L'alcool éthylique agit déjà de l'ampoule.

ÉTUDE DE LA FATIGUE DE LA ZOOGLÉE DANS LES MILIEUX QUI LUI DÉPLAISENT.  
 Concentration en aliment : 4 %.

100  $I_0^2$  à T = 25°

Tableau 10.

AGE DES ZOOGLÉES TAMPON ALIMENT	DATES DES EXPÉRIENCES									
	21/11/32			18/11/32			4 et 9/11/32			29/11/32
	11 JOURS PHOSPHATE pH 7	13 JOURS CITRATE pH 6	1 <sup>e</sup> h.	13 JOURS CITRATE pH 6,5	1 <sup>e</sup> h.	3 <sup>e</sup> h.	12 JOURS CITRATE pH 6,5	1 <sup>e</sup> h.	3 <sup>e</sup> h.	
Témoin .....	52	52	Témoin.....	44	43	Témoin .....	44	40	Glycol .....	40
Arabinose ...	36	12	Alcool méthylique ..	80	16	Sorbitol .....	144	132	Méthylglycol.	44
Galactose ...	100	76	Alcool éthylique .....	240	232	Mannitol .....	96	96	Ethylglycol..	84
Saccharose ...	124	124	Alcool propylque .....	168	144	Mannose .....	124	124	Acétate de méthylglycol.	44
Maltose .....	72	12	Alcool butylique .....	40	16	Glucose .....	156	156	Acétate d'éthyl-glycol.	48
Lactose .....	44	16							Alcool éthylique ..	164

#### § 4. — Alcools simples.

Comme l'indique le tableau ci-après, l'alcool éthylique est très favorable à la respiration de *B. xylinum*. L'alcool propylique, un peu moins, mais l'alcool butylique est toxique et l'alcool amylique encore plus. H. QUÉRÉ (1931) a trouvé sur une bactérie acétique (Bordeaux) que les « consommations en oxygène sont grossièrement en raison inverse du poids moléculaire de l'alcool considéré ». Nos résultats n'ont pas abouti à une loi aussi précise, cependant ils suivent la règle énoncée par E. DUCLAUX : « d'une manière générale à partir de l'alcool éthylique, les alcools sont d'autant plus antiséptiques que le nombre de leurs atomes de carbone est plus élevé »

Tableau 11

ALCOOLS SIMPLES

Concentration en aliment 4 %       $100 I_0^2$  à  $T = 25^\circ$ .  
 Tampon acide citrique et soude.

pH	ALIMENT	POIDS MOLÉCULAIRES	DATES DES EXPÉRIENCES		
			18 / 11 / 32	9 / 12 / 32	12 / 12 / 32
			6	6,2	6,5
AGE DES ZOOGLÉES					
			13 jours	13 jours	13 jours
Témoin .....			44	52	48
Alcool méthylique .....	32		80	74	57
— éthylique .....	46		240	232	159
— propylique .....	60		168	144	74
— butylique .....	75		40	26	22
— amylique .....	88		4	22	12

## § 5. — Polyalcohols.

Des polyalcools étudiés on voit que seul le dulcitol n'est pas favorable à la respiration de *B. xylinum*. Après une heure 1/2 d'expérience à pH 5,5 et 6, 100  $I_{o^2}$  sont peu supérieurs au témoin ; à pH 6,5, 100  $I_{o^2}$  sont extrêmement faibles. Ce polyalcool est également le seul des sept qui ne permette pas la croissance de la bacté-.

térie, cependant que les autres donnent tous de belles cultures avec production de sucres réducteurs. Le glycérol, qui est l'aliment préféré de *B. xylinum*, est très favorable à la respiration, l'érythritol l'est un peu moins, le sorbitol et le mannitol sont aussi très appréciés, l' $\alpha$  et le  $\beta$  glucoheptitol, polyalcools en C<sup>7</sup>, consomment un peu moins d'oxygène que les polyalcools à nombre d'atomes de carbone moins élevés.

En plus de l'influence des polyalcools sur la consommation d'oxygène de la bactérie, on voit, sur ce tableau, l'influence des variations du pH entre 5,5 et 6,5 : 100 I<sub>0</sub><sup>2</sup> diminuent progressivement, comme l'avaient déjà indiqué les courbes 10, 11, et 12.

Tableau 12.

## POLYALCOOLS

Concentration en aliment : 4 %      100 I<sub>0</sub><sup>2</sup> à T. = 25°.  
Tampon acide citrique et soude.

pH	DATES DES EXPÉRIENCES		
	25/11/32 5,5	2/12/32 6	9/11/32 6,5
ALIMENT	AGE DES ZOOGLÉES		
	11 jours	12 jours	12 jours
Témoin .....	52	44	48
Glycérol .....	243	220	184
Erythritol .....	196	119	78
Sorbitol .....	239	196	136
Mannitol .....	232	144	96
Dulcitol.. .....	68	68	8
$\alpha$ Glucoheptitol .....	120	102	60
$\beta$ Glucoheptitol .....	115	115	56

## § 6. — Esters et éthers de polyalcools.

## a) Acétines du glycérol.

Nous avons vu que le glycol est favorable à la respiration comme à la croissance de *B. xylinum*. Sur la monoacétine du glycérol,

Tableau 13.

## GLYCEROL ET DÉRIVÉS

Concentration en aliment 4 %.       $100 I_0^2$  à T. =  $25^\circ$   
 Tampon acide citrique et soude.  
 pH : 6

ALIMENT	DATES DES EXPÉRIENCES	
	17/12/32	8/1/33
	AGE DES ZOOGLÉES	
	14 jours	13 jours
Témoin .....	40	45
Glycérol .....	200	191
Monoacétine .....	180	195
Diacétine .....	68	60
Triacétine .....	28	38

la bactérie consomme une quantité d'oxygène presque aussi grande que sur le glycérol lui-même. Cependant que  $I_0^2$  baisse beaucoup pour la diacétine et qu'il est très faible pour la triacétine.

Tous les aliments de croissance peuvent être oxydés par la bactérie et inversement tous les aliments oxydés peuvent servir d'aliments de croissance et ceux-là seulement. C'est ainsi que l'on obtient de magnifiques cultures sur la monoacétine du glycérol et que nous n'avons réussi à cultiver *B. xylinum* ni sur la di, ni sur la triacétine.

## b) Quelques dérivés du glycol.

Il ne nous a pas été possible de confirmer les expériences de VISERT'HOOF. Nous pouvons donc affirmer avec G. BERTRAND que le glycol n'est pas un aliment de croissance pour *B. xylinum*. Nous avions tout lieu de supposer qu'il ne serait pas favorable à la respiration et nos résultats ont confirmé nos prévisions comme il ressort de la courbe 12 et des tableaux 7, 10 et 14.

Tableau 14.

## GLYCOL ET DÉRIVÉS

Concentration en aliment 4 %. 100 L<sub>0</sub><sup>2</sup> à T : 25°.  
pH = 6,2 avec tampon acide citrique et soude.

ALIMENT	DATES DES EXPÉRIENCES	
	29/11/32	30/11/32
	ÂGE DES ZOOGLÉES	
	13 jours	14 jours
Témoin .....	43	52
Glycol .....	40	41
Méthylglycol.....	46	48
Ethylglycol.....	84	92
Acétate de méthylglycol .....	45	
Acétate d'éthylglycol .....	49	54
Monoformine du glycol.....		83
Monochlorhydrine du glycol ....	0	0

Aucun des dérivés du glycol étudiés n'est alimentaire pour la bactérie, la monochlorhydrine du glycol est même un véritable inhibiteur. D'après le tableau 15, la consommation d'oxygène sur l'éthylglycol est relativement élevée au cours d'une heure d'expérience ; cependant l'examen du tableau 10 montre qu'après 3 heures elle a baissé considérablement.

## § 7. — Oses et osides.

## a) Aldoses.

Le glucose et le mannose sont parmi les aldoses étudiées les plus favorables à la respiration de *B. xylinum*. Tous deux sont également d'excellents aliments de croissance : ils sont d'abord transformés en acide gluconique et mannonique, puis en acide céto-gluconique et céto-mannonique.

Tableau 15.

## ALDOSES

Concentration en aliment : 4 %  
Tampon acide citrique et soude.

100 L<sub>0</sub><sup>3</sup> à T : 25°.

ALIMENT	DATES DES EXPÉRIENCES		
	17/12/32	5/11/32	4/11/32
	pH	5,5	6,5
Témoin .....			
Arabinose.....	40	44	52
Xylose .....	32	48	36
Glucose.....	100	120	120
Mannose .....	240	156	152
Galactose .....	204	124	102
	100	112	100

Le xylose et le galactose sont encore de bons aliments de croissance et de respiration, mais l'arabinose est peu favorable ; suivant G. BERTRAND, la croissance est difficile quoique l'on obtienne un peu d'acide arabinique ; suivant TARR et HIBBERT, elle est impossible. Nous avons trouvé que la consommation d'oxygène sur arabinose était à peu près la même que celle du témoin minéral. Les variations de pH ont l'influence déjà signalée.

b) *Cétose et homoglucides.*

Les deux cétose utilisées : la dioxyacétone et le lévulose sont, pour la bactérie, des aliments de choix ; ce sont tous deux des produits de l'activité de *B. xylinum*, l'un sur le mannitol, l'autre sur le glycérol.

Le saccharose donne également de belles membranes et, sur saccharose, la zooglée consomme une quantité élevée d'oxygène.

Quant au maltose et au lactose, qui ne permettent pas la croissance, ce sont des « inhibiteurs » comme il ressort de ce tableau et de celui qui est relatif à la fatigue des zooglées. (10)

L'expérience du 7/11, effectuée à pH 5,5 alors que les deux autres

expériences sont effectuées à pH 6,5, montre, conformément au résultat déjà connu, l'augmentation de consommation d'oxygène pour ce pH.

Tableau 16.  
CETOSES ET HOMOGLUCIDES

Concentration en aliment : 4 %  
Tampon acide citrique et soude.

ALIMENT	DATES DES EXPÉRIENCES		
	7/11/32	19/11/32	17/12/32
pH	5,5	6,5	6,5
AGE DES ZOOGLÉES			
	11 jours	11 jours	13 jours
Témoin .....	52	44	44
Dioxyacétone .....	220	176	176
Lévulose.....	184	100	104
Saccharose .....	239	239	124
Maltose.....	72	32	28
Lactose.....	44	44	32

Le tableau 17, pendant du tableau 4 sur la croissance, donne un résumé des résultats obtenus par l'étude de la respiration de *B. xylinum* sur divers alcools et polyalcools. Les chiffres sont donnés à un pH voisin de 6, à 25°, en prenant comme unité la consommation moyenne d'oxygène sur le témoin au citrate, soit 100 I<sub>0</sub><sup>2</sup> = 40.

Par conséquent, le glycérol pour lequel 100 I<sub>0</sub><sup>2</sup> dans l'expérience du 3/12/32, tableau 10, par exemple, est égal à 184, devient : 184 — 40 = 144. Le glycol pour lequel après une heure d'expérience (28/11/32) 100 I<sub>0</sub><sup>2</sup> = 40 devient dans le nouveau tableau 40 — 40 = 0 et après 3 heures 28 — 40 = —12.

Il faut, en réalité, n'attacher d'importance qu'aux deux premiers chiffres : le chiffre des unités n'étant pas toujours exactement le même. Ainsi 144 pour le glycérol doit être considéré comme environ 140.

Tableau 17.

RESPIRATION DE *B. XYLINUM* SUR DIVERS ALCOOLS  
ET POLYALCOOLS

100 $I_0^2$	1	2	3	4	6	7
Après 1 h.	Méthyl + 40					
— 3 h.	— 24					
— 1 h.	Ethyl	Glycol				
— 3 h.	+ 200	0				
— 1 h.	+ 198	— 12				
— 3 h.	Propyl + 128					
— 1 h.	+ 120					
— 1 h.		Glycérol				
— 3 h.		+ 144				
— 1 h.	Butyl 0			Erythritol		
— 3 h.	— 24			+ 74		
— 1 h.	Amyl — 36			+ 70		
— 3 h.	— 36					
— 1 h.					Mannitol	
— 3 h.					+ 56	
— 1 h.					+ 56	
— 3 h.					Sorbitol	
— 1 h.					+ 104	
— 3 h.					+ 92	
— 1 h.					Dulcitol	
— 3 h.					+ 28	$\alpha$ gluco-
— 1 h.					+ 18	heptitol-
— 3 h.					+ 62	+ 60
— 1 h.					+ 60	$\beta$ gluco
— 3 h.					+ 75	heptitol
— 1 h.					+ 72	+ 72
— 3 h.						

On voit la distinction très nette entre les aliments favorables : alcool éthylique, glycérol, mannitol par exemple; indifférents : dulcitol et toxiques : alcool butylique, alcool amylique.

Le déterminisme de l'attaque des alcools et des sucres par la bactérie est à coup sûr complexe, et dépend de plusieurs facteurs. Il semble que le facteur essentiel soit « l'instabilité » de la molécule, notion qui peut paraître obscure, mais qui peut se préciser assez facilement. Des facteurs secondaires viennent masquer le facteur

primaire. Ce facteur primaire peut se résumer ainsi : la possibilité pour la bactérie d'activer deux atomes de carbone consécutifs. Cette activation est possible à condition d'avoir à côté de la fonction alcool primaire :

1° — un groupement  $\text{CH}^3$  ou  $\text{C}^2\text{H}^5$ , mais non un groupement plus élevé.

2° — une fonction alcool secondaire.

Ainsi, des alcools simples, seuls les alcools éthylique, propylque normal et iso, sont attaqués. Les alcools supérieurs ne le sont plus. Peut être faut-il ne voir ici qu'un effet de la liposolubilité des alcools supérieurs, leur donnant un pouvoir narcotique élevé.

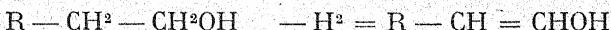
Parmi les polyalcohols, le glycol, ses esters, ses éthers, ne sont pas oxydés : les deux fonctions alcools primaires seraient trop stables. Par contre, le glycérol, ses monoesters et monoéthers sont attaqués ; dès que la deuxième fonction alcool est immobilisée (diacétine) le corps cesse d'être attaquable. Inversement, si l'on introduit deux fonctions alcools ou davantage, dans une molécule en  $\text{C}^4$  : par exemple butyléneglycol, érythritol, le corps devient attaquable. Ainsi, nous trouvons le résultat suivant, en apparence paradoxal : le glycol n'est pas attaqué, mais le dérivé de substitution qu'est le butylène glycol :



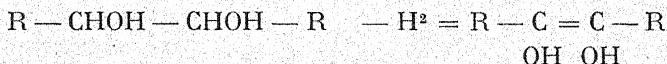
est attaqué, ainsi que le propylglycol.

S'il est permis de risquer une hypothèse, on peut imaginer que le corps attaquable est celui qui donne un alcool vinylique dissymétrique par déshydrogénération.

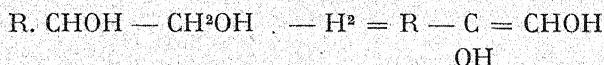
Ainsi les alcools gras :



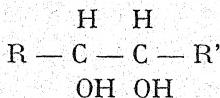
les alcools secondaires :



les polyalcohols :

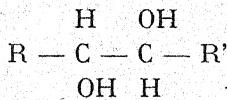


Toutefois les polyalcools deviennent inattaquables, suivant la règle de BERTRAND, lorsque les deux groupements OH voisins sont alternés ; cela se comprend aisément, si l'on se représente les groupements OH chargés, négativement, les H chargés positivement : dans la position :



Les OH se repoussent, ils sont instables, le corps est attaquable.

Dans :



Les H et OH se consolident réciproquement, le corps est inattaquable.

Les groupements  $\text{CH}_3$  sont électropositifs ; ils « stabilisent » par conséquent les groupements OH : c'est la raison sans doute pour laquelle l'alcool butylique n'est pas attaqué.

(à suivre)

# LE DÉVELOPPEMENT DES ALGUES ET LA RÉFRANGIBILITÉ DE LA LUMIÈRE

par M. E.-C. TEODORESCO

(Suite)

## EXPÉRIENCE N° 5.

*Stichococcus minor* Näg. (Fig. 13.)

Cultures dans une solution de Knop à 1/10 dans des fioles Erlemeyer de 50 cc. de capacité, contenant 25 cc. d'une suspension d'Algues. Les fioles, au nombre de quarante, ont été distribuées par huit, sur deux rangs, dans une armoire.

Cette Algue a été cultivée en même temps que celles des expériences N°s 4 et 2.

Au bout de 36 jours (30 juillet - 4 Sept.), les cultures centrifugées ont donné les quantités suivantes de cellules.

	QUANTITÉS DE CELLULES DANS LES CULTURES N°s :				TOTAL	MOYENNES
	1+2	3+4	5+6	7+8		
Lumière blanche ...	19	18	17	18	72	18
— rouge .....	15	15	16	16,5	62,5	15,6
— verte N° 1..	13	14	13	12,5	52,5	13,1
— verte N° 2 ..	15	14	14	15	58	14,5
— bleue .....	14,5	14	14	15	57,5	14,4

Cette espèce se comporte autrement que toutes les précédentes ; le développement est à peu près le même aux diverses lumières, mais il y a, dans toutes les fioles examinées isolément, une légère différence en faveur de la lumière rouge. Voir le tracé de la fig. 13

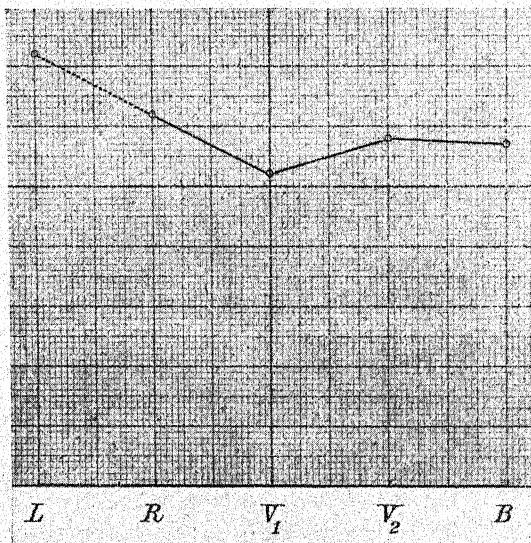


Fig. 13.— Multiplication des cellules de *Stichococcus minor* à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte N° 1,  $V_1$ , à la lumière verte N° 2,  $V_2$ , et à la lumière bleue B.

#### EXPÉRIENCE N° 6.

*Dunaliella salina* (Dun.) Teod. (Fig. 14).

J'ai effectué un certain nombre d'expériences avec cet organisme, assez répandu dans les lacs salés et dans les marais salants, un peu partout à la surface de la terre, aussi bien dans les localités tempérées que tropicales (1). Il m'a semblé intéressant d'étudier le développement de cette Algue aux radiations de diverses longueurs d'onde, étant donné que ses zoospores sont adaptées à vivre, dans

(1) E. F. JACOBI and L. G. M. BAAS BECKING, Salt antagonism and effect of concentration in Nauplii of *Artemia salina* L. *Tijdschrift der ned. Dierkundige Vereeniging*, 3 de Serie, Deel III, 1933, p. 145.

les conditions naturelles, à une lumière très puissante, à la lumière directe du soleil, en été au moment où cette lumière possède sa plus grande intensité.

Les zoospores (1) ont été cultivées sur gélose à 0,8 % avec un mélange de 230 cc. de solution de Knop à 1/10 avec 765 cc. d'eau salée du « Lacul-sarat » ayant une densité de 1,095. On a disposé, dans chaque armoire, huit boîtes de Pétri, dont quatre sur le premier rang et quatre sur le second rang, aux distances calculées précédem-

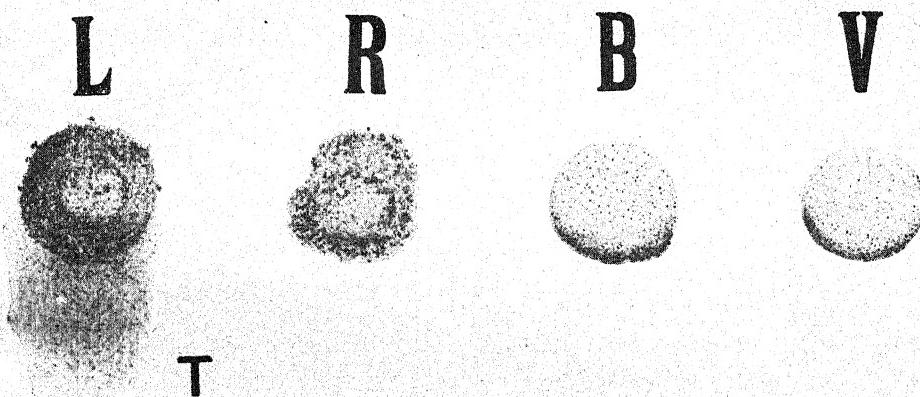


Fig. 14. — *Dunaliella salina*. Développement des cellules à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière bleue B et à la lumière verte V.

ment. Plusieurs cultures ont été placées, comme témoins, à l'extérieur, exposées à la lumière directe de la lampe, les unes à 40 cm., les autres à 80 cm. de cette lampe.

Au bout de 43 jours (6 sept. - 19 oct.), j'ai constaté les faits suivants.

Aussi bien à la lumière blanche (fig. 14, L) qu'à la lumière rouge (fig. 14, R), le développement a été très considérable, mais plus faible dans la culture exposée aux radiations rouges ; il faut remarquer qu'à ces deux sortes de lumières, malgré l'énorme visco-

(1) Ces zoospores appartenaient à l'espèce *Dunaliella salina*, telle que je l'ai décrite dans mon Mémoire publié dans la *Revue générale de Botanique* t. 18, 1906 ; elles étaient complètement vertes et dépourvues de stigma.

sité de la gélose à 0,8 %, les cellules ont conservé leurs flagelles ; en les transportant dans une goutte d'eau salée concentrée, on constate que les zoospores sont très agiles et fourmillent d'une manière absolument normale. En examinant les cellules qui se trouvent à la surface de la gélose, on observe même un grouillement extrêmement faible ; mais il y a plus : surtout dans les cultures placées sur le premier rang, les zoospores ont glissé et se sont déplacées par phototactisme, en produisant une longue trainée (fig. 14, LT) qui se dirige vers la source de lumière.

En ce qui concerne le développement à la lumière bleue (fig. 14, B) et à la lumière verte (fig. 14 V), il est beaucoup plus faible, qu'à la lumière rouge ; les zoospores étant phototactiques aussi bien en lumière bleue qu'en lumière verte, se sont accumulées du côté de la lumière, mais arrivées au bord de la goutte tournées vers la lumière et quoique douées d'une sensibilité spéciale surtout pour les radiations bleues, les zoospores se sont arrêtées ici sans continuer leur mouvement dans la direction de la lumière.

La couleur verte des zoospores s'est conservée à toutes les lumières, telle qu'elle était au commencement de l'expérience ; dans les cultures placées à l'extérieur et exposées à la lumière directe de la lampe, à la distance de 40 cm., la chlorophylle a disparu à peu près complètement dans un très grand nombre de zoospores qui ont maintenant une couleur jaune-orangée, à peu près comme la nuance 156 du *Code des couleurs* (de KLINCKSIEK et VALETTE) ; au contraire, à la distance de 80 cm. de la lampe, les zoospores sont vertes.

#### EXPÉRIENCE N° 7.

##### *Diatomées d'eau douce.* (Fig. 15).

Cette expérience a été faite avec un mélange de diverses espèces de Diatomées d'eau douce, où prédominait le *Navicula mutica* Ktz.

Culture sur gélose à 1,5 % avec de la solution de Knop à 1/10.

Au bout de 47 jours (4 sept-21 oct.), j'ai constaté que le développement est grand à toutes les lumières employées, mais l'appréciation du degré de multiplication est assez difficile à faire ; à la lumière rouge (fig. 15, R) et à la lumière verte (fig. 15, V), l'intensité

du développement est presque la même, tandis qu'à la lumière bleue (fig. 15, B) la multiplication des cellules a été nettement plus faible ; autant que j'ai pu m'en rendre compte à l'œil nu et au microscope, le développement derrière l'écran vert a été à peu près une fois et demie plus intense que derrière l'écran bleu.

Ce résultat est intéressant ; il concorde assez bien avec les données obtenues par ENGELMANN (1) pour l'assimilation chlorophyllienne des Diatomées ; en effet, d'après cet auteur, la photosynthèse

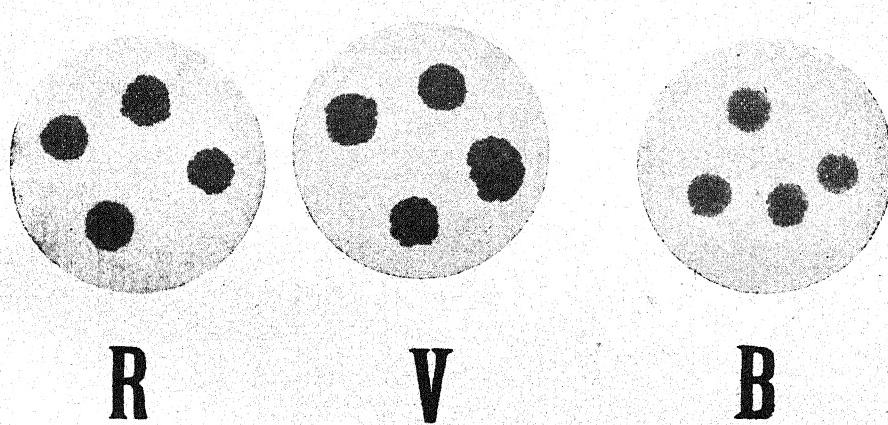


Fig. 15. — *Navicula mutica*. Multiplication des cellules à la lumière rouge R, à la lumière verte V et à la lumière bleue B.

de ces Algues à la lumière rouge est à peu près de la même grandeur qu'à la lumière verte :

$$\frac{\lambda 680}{\lambda 522} = \frac{100}{95}$$

tandis qu'à la lumière bleu-violette, elle est beaucoup moindre ( $\lambda 486 - 431 = 68$ ).

(1) Th. W. ENGELMANN, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen, *Bot. Zeitung*, 1884, p. 91 Tab. II et pl. II, fig. 5. — Ursprung. *Ber. bot. Ges.* Bd. 36, 1918, p. 97 a montré que ces courbes doivent être un peu rectifiées.

## EXPÉRIENCE N° 7 bis

*Diatomées d'eau douce et Chlorella vulgaris* Beyr.

Mêmes Diatomées d'eau douce, provenant de la même récolte que celles de l'expérience précédente N° 7 et même milieu de culture. Mais, à titre de comparaison, j'ai placé dans la même boîte de Pétri deux gouttes séparées d'une suspension de Diatomées et deux gouttes d'une suspension de *Chlorella vulgaris*.

Au bout de 8 jours (22-30 oct.), j'ai constaté que le développement des Diatomées est nettement plus intense à la lumière rouge qu'à la lumière verte, tandis qu'à la lumière bleue, il est moindre qu'à la lumière verte ; remarquons toutefois que la différence est assez faible entre la multiplication des cellules en lumière rouge et en lumière verte. Au contraire, le *Chlorella* s'est beaucoup plus développé derrière l'écran rouge que derrière l'écran vert et l'écran bleu.

## IV. DEUXIÈME CATÉGORIE D'EXPÉRIENCES

*Écrans colorés de Schott. Mesure spectrophotométrique de la quantité de lumière transmise, mais les valeurs obtenues n'ont pas subi la correction faite, dans la catégorie précédente, par rapport à l'émission spectrale du filament de tungstène.*

Dans cette catégorie d'expériences, je me suis servi des mêmes armoires, pourvues des mêmes verres colorés de Schott que dans la première catégorie. Les armoires ont été éclairées toujours par des lampes au filament de tungstène de 1.000 watts ; mais cette fois-ci, je n'ai pas corrigé les quantités centissimales d'énergie radiante transmises par les divers écrans, c'est-à-dire que je ne les ai pas rapportées à la composition spectrale de la lumière émise par la lampe. J'ai donc calculé les distances qui séparaient les cultures de la source de lumière, en partant des valeurs centissimales des radiations qui traversent les verres colorés. Les transmissions des écrans ainsi que les distances sont indiquées dans le Tableau V.

TABLEAU V

NATURE DE LA LUMIÈRE	GENRE DES VERRES SCHOTT	ÉPAISSEUR DES VERRES	QUANTITÉS DE LUMIÈRE TRANSMISES	DISTANCES ENTRE LA LAMPE ET LES CULTURES
1. Lumière blanche . . . . .	NG5	1 mm.	6.310	41,5 cm.
2. — rouge .....	RG2	0,6 mm.	4.490	35 cm.
3. — verte N° 1....	VG1	1,2 mm.	3.003	29 cm.
4. — verte N° 2 ...	VG1	2 mm.	1.570	21 cm.
5. — bleue.....	BG4	3 mm.	1.830	22,5 cm.

Parmi les nombreuses expériences que j'ai effectuées, je choisis les suivantes comme les plus caractéristiques.

Puisque pour la lumière bleue on a employé les mêmes verres colorés de Schott, possédant la même transmission centissimale (par rapport à la lumière incidente), qu'on s'est servi des mêmes lampes au filament de tungstène de 1.000 watts et que la distance entre la lampe et les cultures était la même que dans la première catégorie d'expériences (deuxième rang, 22,5 cm), il est évident que les Algues placées derrière l'écran bleu recevaient exactement les mêmes quantités de radiations « bleues » que dans les expériences de cette première catégorie ; ce sont les cultures disposées derrière les autres écrans qui recevaient plus de lumière, puisqu'elles étaient plus rapprochées de la source de lumière.

#### EXPÉRIENCE N° 8.

*Hormidium nitens* Menegh. (Fig. 16).

Cultures dans une solution de Knop à 1/10 ; on a placé, derrière chaque espèce d'écrans colorés, quatre fioles d'Erlenmeyer, contenant chacune 25 cc. d'une suspension de cellules.

Après 45 jours (15 mars-30 avril), les algues exposées à la lumière blanche et à la lumière rouge présentaient une couleur *vert-jaunâtre*, tandis qu'aux autres lumières, la couleur était d'un *vert-pur*. Ce changement de couleur, dû à la désorganisation partielle de la chlorophylle, a été provoqué évidemment par la plus grande

intensité de la lumière blanche et de la lumière rouge, puisque les cultures étaient ici beaucoup plus rapprochées de la lampe que dans l'expérience n° 1; la vitesse du développement a été plus considérable ce qui a déterminé un épuisement plus rapide du milieu nutritif et surtout des substances minérales azotées.

En centrifugeant, on a trouvé les quantités suivantes de cellules (moyennes de quatre cultures pour chaque sorte de lumière).

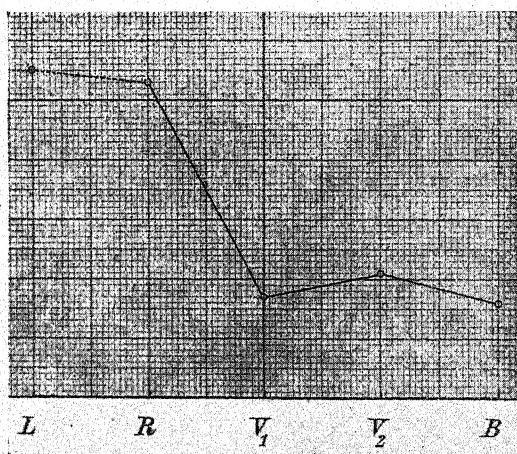


Fig. 16. — Développement du *Hormidium nitens* à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte N° 1, V<sub>1</sub>, à la lumière verte N° 2, V<sub>2</sub> et à la lumière bleue B.

1. Lumière blanche,	NG5 — 1 mm .....	55 divisions
2. — rouge,	RG2 — 0,6 mm.....	53 —
3. — verte N° 1, VG1 — 1,2 mm.....	17 —	
4. — verte N° 2, VG1 — 2 mm.... ..	21 —	
5. — bleue, BG4 — 3 mm. ....	16 —	

On voit qu'ici le développement a été beaucoup plus considérable en lumière rouge ; les expériences suivantes montreront que les résultats ne sont pas toujours aussi accentués, mais que cependant la lumière rouge est toujours plus favorable à la multiplication des cellules. (Tracé de la fig. 16).

## EXPÉRIENCE N° 9.

*Hormidium nitens* Menegh. (Fig. 17).

Cultures dans une solution de Knop à 1/10. On a placé, dans chaque armoire, douze fioles Erlenmeyer sur trois rangs.

Au bout de 33 jours (5 mai-8 juin), on a centrifugé et on a trouvé les quantités suivantes de cellules.

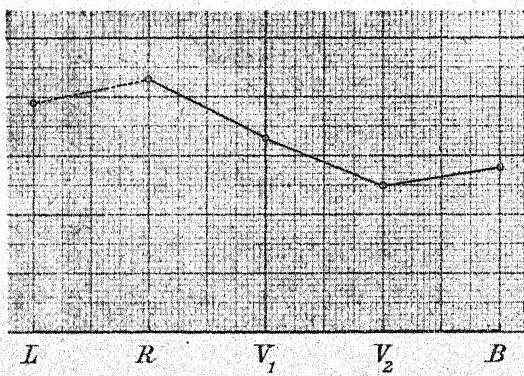


Fig. 17. — *Hormidium nitens*. Développement en lumière blanche L, en lumière rouge R, en lumière verte N° 1, V<sub>1</sub>, en lumière verte N° 2, V<sub>2</sub> et en lumière bleue B.

	1 <sup>er</sup> RANG	2 <sup>e</sup> RANG	3 <sup>e</sup> RANG MOYENNES
1. Lumière blanche, NG5 — 1 mm.	22,2	18	19,7
2. — rouge, RG2 — 0,6 mm.	21,2	20	21,4
3. — verte N° 1, VG1 — 1,2 mm.	13,0	10,5	11,5
4. — verte N° 2, VG1 — 2 mm.	12,5	12,2	12,5
5. — bleue, BG4 — 3 mm.	12,5	17	14,2
6. Au commencement de l'expérience .....			0,5
Voir le tracé de la fig. 17.			

## EXPÉRIENCE N° 10

*Hormidium nitens* Menegh. (Fig. 18).

Culture dans une solution de Knop à 1/10. On a placé, derrière chaque écran, quatre fioles d'Erlenmeyer.

Après 72 jours (18 février-26 avril), on constate qu'en lumière bleue et en lumière verte, la couleur de l'Algue est d'un vert pur,

à peu près comme la nuance verte N° 307 du *Code des couleurs* (de Klincksiel et Valette), tandis qu'en lumière blanche elle est jaune-vert, comme le N° 277 du *Code* et en lumière rouge la couleur des cellules est jaune-vert comme la nuance N° 257 du même *Code*.

En centrifugeant, on a trouvé les quantités suivantes de cellules.

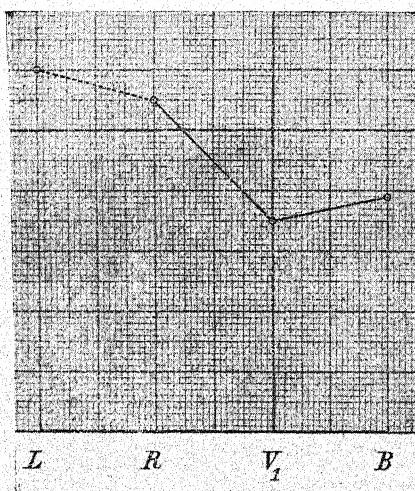


Fig. 18. — *Hormidium nitens*. Développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge, R, à la lumière verte N° 1, V<sub>1</sub> et à la lumière bleue B.

1. Lumière blanche,	NG5 — 1 mm.....	50 divisions
2. — rouge,	RG2 — 0,6 mm.....	45 —
3. — verte N° 1, VG1 — 1,2 mm.....	25 —	
4. — bleue, BG4 — 3 mm.....	29 —	

La durée prolongée de l'expérience fournit naturellement des nombres absolus plus grands que dans l'expérience précédente, mais la lumière rouge se manifeste toujours comme la plus favorable. Voir le tracé de la fig. 18.

#### EXPÉRIENCE N° 11.

*Hormidium nitens* Menegh. (Fig. 19).

Culture sur gélose à 1,5 % avec de la solution Knop à 1/10. On place, dans chaque armoire, huit boîtes de Pétri sur deux rangs.

Au bout de 10 jours (8-18 février), le développement est assez intense et à peu près égal en lumière blanche (fig. 19 L) et en lu-

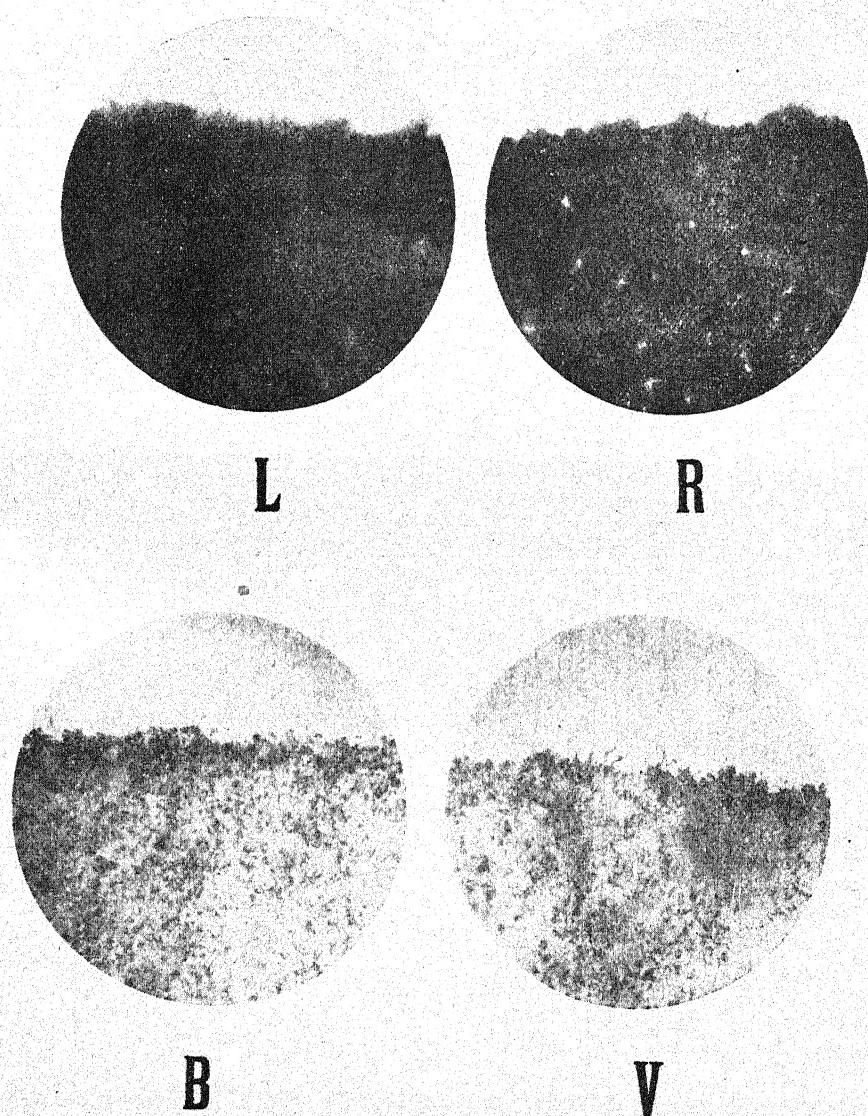


Fig. 19. — *Hormidium nitens*. Développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte V, et à la lumière bleue B.

mière rouge (fig. 19 R), tandis qu'en lumière verte N° 1 (fig. 19 V) et en lumière bleue (fig. 19 B) le degré du développement des cellules est beaucoup plus faible ; il m'a semblé qu'à la lumière bleue, la multiplication de l'Algue a été un peu plus accentuée qu'à la lumière verte, comme on peut le voir en comparant les fig. 19 B et 19 V.

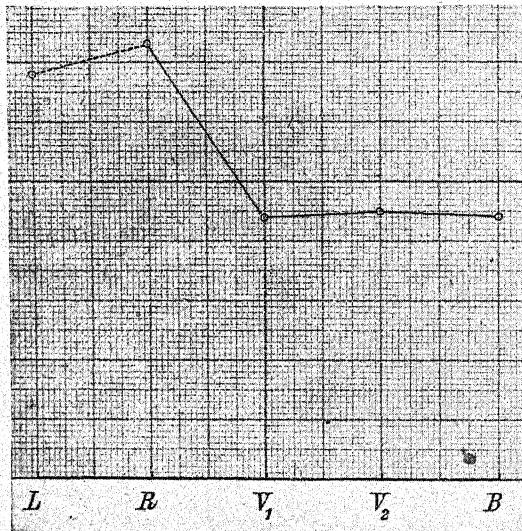


Fig. 20. — *Stichococcus Chodati*. Développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte N° 1, V<sub>1</sub>, à la lumière verte N° 2, V<sub>2</sub> et à la lumière bleue B.

#### EXPÉRIENCE N° 12.

*Stichococcus Chodati* (Bial.) Heer. (Fig. 20).

Cultures dans une solution de Knop à 1/10 ; la suspension homogène de cellules a été distribuée par 25 cc. dans des fioles d'Erlenmeyer. On a placé, derrière chaque espèce d'écrans colorés, 12 cultures, disposées en trois rangées.

Après 32 jours (5 mai-7 juin), la couleur des cellules était également verte à toutes les lumières. La centrifugation m'a donné les quantités suivantes de cellules.

		1 <sup>er</sup> RANG	2 <sup>e</sup> RANG	3 <sup>e</sup> RANG	TOTAL
1.	Lumière blanche, NG5 — 1 mm.	22 divis.	25 divis.	21,5 divis.	68,5
2.	— rouge, RG2 — 0,6 mm.	23,5 —	24 —	26 —	73,5
3.	— verte N° 1, VG1 — 1,2 mm.	15,2 —	15 —	14 —	44,2
4.	— verte N° 2, VG1 — 2 mm.	15,5 —	15,2 —	14 —	44,7
5.	— bleue, BG4 — 3 mm.	14,5 —	15 —	14,5 —	44
6.	Au commencement de l'expérience .....				3

Voir le tracé de la fig. 20.

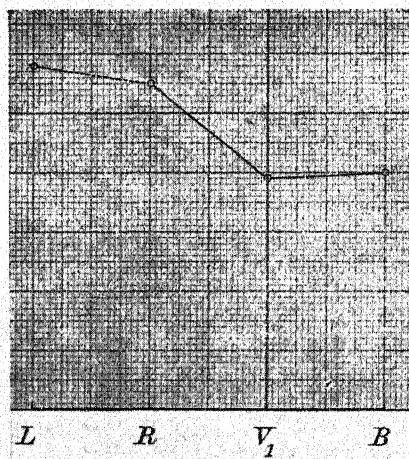


Fig. 21. — *Stichococcus Chodati*. Développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte N° 1, V<sub>1</sub> et à la lumière bleue B.

#### EXPÉRIENCE N° 13

*Stichococcus Chodati* (Bial.) Heer (Fig. 21).

Une suspension homogène de cellules dans du Knop à 1/10 a été répartie par 25 cc. dans des fioles Erlenmeyer. On a placé, dans chaque armoire, quatre cultures sur un seul rang.

Après 63 jours (25 février-29 avril), les cellules se sont beaucoup multipliées à toutes les lumières ; en lumière bleue et en lumière verte N° 1, elles ont conservé leur couleur verte normale, tandis qu'en lumière blanche et en lumière rouge, où la vitesse du développement a été plus grande, les cellules sont devenues vert-jaunâtre.

Après avoir centrifugé les liquides, on a trouvé les quantités suivantes de cellules.

1. Lumière blanche, NG5 — 1 mm.....	113 divisions
2. — rouge, RG2 — 0,6 mm.....	110 —
3. — verte N° 1, VG1 — 1,2 mm.....	94 —
4. — bleue, BG4 — 3 mm.....	95 —

Voir le tracé de la fig. 21.

#### EXPÉRIENCE N° 14.

*Stichococcus Chodati* (Bial.) Heer. (Fig. 22).

Cultures sur gélose à 1,5 % avec du Knop à 1/10. On a placé, derrière chaque sorte d'écrans, 8 boîtes de Pétri sur deux rangs.

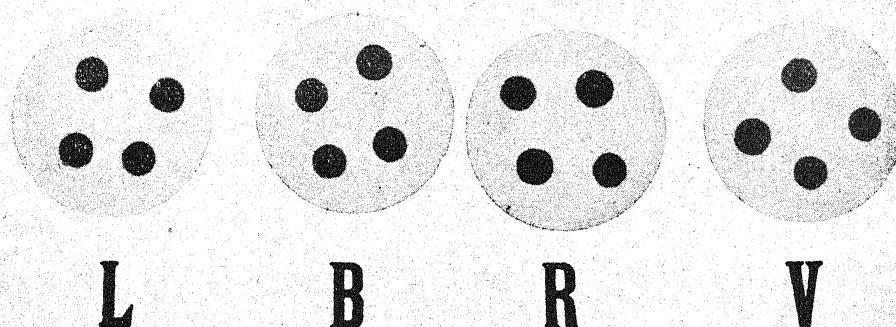


Fig. 22. — *Stichococcus Chodati*. Intensités du développement à la lumière blanche L, à la lumière bleue B, à la lumière rouge R, et à la lumière verte N° 1, V.

Après 11 jours (8-19 février), le degré du développement va en diminuant dans le sens suivant : lumière blanche → lumière rouge → lumière bleue = lumière verte. La fig. 22 fait voir les aspects des cultures à ces différentes lumières.

#### EXPÉRIENCE N° 15.

*Stichococcus minor* Näg. (fig. 23).

Culture sur gélose à 0,5 % avec de la solution Knop à 1/10.

Au bout de 47 jours de culture (19 déc.-4 février), on constate que cette Algue se développe très bien à toutes les lumières utilisées, comme on peut le voir en examinant la fig. 23 ; la croissance et la multiplication des cellules en lumière bleue (fig. 23, B) et en lumière verte N° 1 (fig. 23, V) ont été très grandes et le degré du

développement a été à peu près le même ; à ces deux sortes de radiations, la couleur des colonies est d'un vert pur, tandis qu'en lumière blanche (fig. 23, L) et en lumière rouge (fig. 23, R) où le développement a été plus grand, les cellules ont acquis une couleur vert-jaunâtre ; à l'œil nu, il n'est pas possible de distinguer l'une de l'autre la culture exposée à la lumière blanche de celle placée à la lumière rouge ; de même, on ne peut pas discerner les colonies qui se sont développées derrière l'écran bleu de celles placées derrière l'écran vert (1).

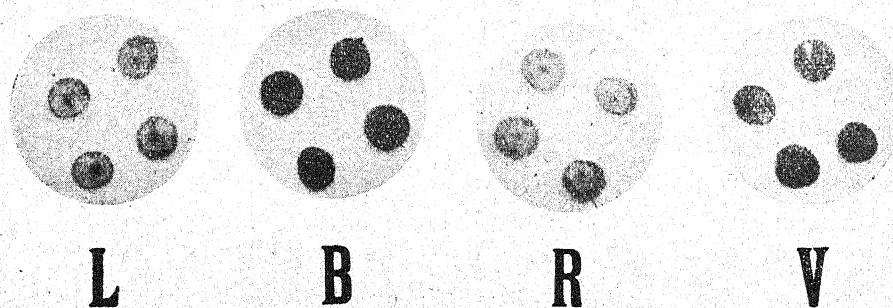


Fig. 23. — *Stichococcus minor*. Intensités du développement à la lumière blanche L, à la lumière bleue B, à la lumière rouge R et à la lumière verte N° 1, V.

#### EXPÉRIENCE N° 16

*Stichococcus minor* Näg. (Fig. 24).

Les cultures de cette expérience ont été faites dans une solution de Knop à 1/10. Les fioles Erlenmeyer contenant chacune 25 cc. d'une suspension de cellules ont été distribuées par quatre dans chaque armoire.

Après 68 jours (19 février — 27 avril), les cellules se sont très bien développées à toutes les lumières ; derrière l'écran bleu et derrière l'écran vert, les plantes ont gardé leur couleur verte normale, tandis qu'en lumière blanche et surtout en lumière rouge les cellules sont devenues vert-jaunâtre.

(1) A cause du jaunissement des cellules, les colonies apparaissent sur la fig. 23 (photographie) moins foncées en L et R qu'en B et V.

En centrifugeant, on a trouvé les quantités suivantes de cellules.

1. Lumière blanche, NG5 — 1 mm....	104 divisions
2. — rouge, RG2 — 0,6 mm....	91 —
3. — verte N° 1, VG1 — 1,2 mm....	46 —
4. — bleue, BG4 — 3 mm....	43 —

Voir le tracé de la fig. 24.

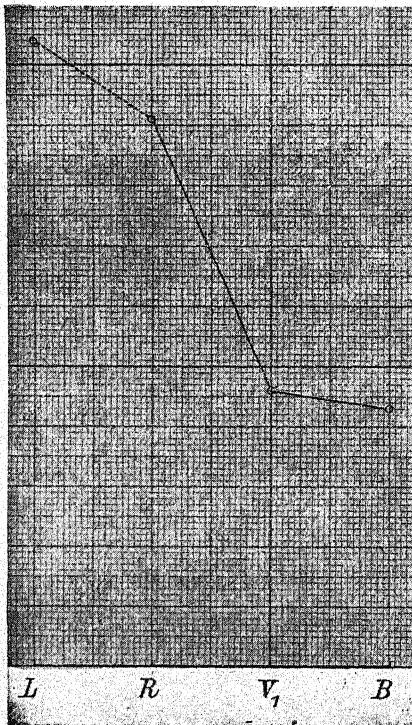


Fig. 24. — *Stichococcus minor*. Développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte N° 1, V<sub>1</sub> et à la lumière bleue B.

#### EXPÉRIENCE N° 17

*Dunaliella salina* (Dun.) Teod.

J'ai effectué un certain nombre d'expériences avec cet organisme, assez répandu dans les lacs salés et dans les marais salants, un peu partout à la surface de la terre. Il m'a semblé intéressant

d'étudier le développement de cette Algue aux radiations de diverses longueurs d'onde, étant donné que ses zoospores sont adaptées à vivre à *la lumière directe du soleil*, en été, au moment où cette lumière possède sa plus grande intensité.

Les zoospores ont été cultivées dans l'eau salée du « *Lacul-sarat* », amenée par dilution convenable à la densité de 1,095 ; à cette eau salée j'avais ajouté 0,02 % de nitrate de potassium et 0,02 % de phosphate dipotassique.

J'ai placé, dans chaque armoire, quatre fioles d'Erlenmeyer, contenant chacune 25 cc. de liquide avec des zoospores qui étaient toutes vertes au commencement de l'expérience. J'ai exposé une fiole à l'extérieur, à la lumière directe de la lampe, à une distance de 40 cm.

Après 70 jours (20 févr. - 1<sup>er</sup> mai) le développement a été considérable à la lumière blanche et à la lumière rouge, tandis qu'il a été plus faible à la lumière bleue et plus faible encore à la lumière verte, comme on peut le voir par les quantités suivantes, obtenues par la centrifugation.

1.	Lumière blanche,	NG5 — 1 mm. ...	136 divisions
2.	— rouge,	RG2 — 0,6 mm. ...	132 —
3.	— verte N° 1, VG1 — 1,2 mm. ...	64 —	—
4.	— bleue,	BG4 — 3 mm. ...	69 —

Il est intéressant de remarquer les changements de couleur des cellules qui, au commencement, étaient complètement vertes ; à la lumière verte et à la lumière bleue, la couleur verte s'est conservée (nuance N° 307 du *Code des couleurs* de Klincksiel et Valette), tandis qu'à la lumière blanche elle est devenue vert-jaunâtre (N° 207 du Code) et à la lumière rouge encore plus jaunâtre (N°s 277 et 232 du Code). Dans la culture exposée à la lumière directe de la lampe, la chlorophylle est presque complètement disparue, les zoospores ayant une couleur jaune-orangée, à peu près comme la nuance N° 151 du *Code des couleurs*.

CHODAT (1), MAGNUS et SCHINDLER (2), BORESCH (3) ont ob-

(1) R. CHODAT, Monographies d'Algues en culture pure, *Matériaux pour a flore cryptogamique suisse*, vol. IV, fasc. 2, 1913.

(2) MAGNUS et SCHINDLER, Ueber den Einfluss der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien, *Berichte bot. Ges.*, Bd. 30, 1912, p. 314.

(3) K. BORESCH, Die Färbung von Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrates, *Jahrb. wiss. Botanik* Bd. 52, 1913, p. 145.

servé que, dans les vieilles cultures de certaines Algues, comme le *Scenedesmus*, le *Chlamydomonas*, la chlorophylle se désorganise plus ou moins et les cellules acquièrent une couleur jaunâtre ou même rouge-orangée, grâce à la carotine qui reste intacte ; il peut arriver que l'altération des pigments verts soit si avancée que la nuance verte cesse d'être visible non seulement à l'œil nu, mais aussi au spectroscope ; dans ce dernier cas même disparaît complètement la forte bande d'absorption de la chlorophylle située entre B et C.

MAGNUS et SCHINDLER, de même BORECH, ont montré que ce changement de couleur est dû à l'épuisement du milieu nutritif en certaines substances minérales ; en effet, en ajoutant des nitrates au milieu nutritif, les cellules redeviennent vertes après quelques jours. (1).

#### EXPÉRIENCE N° 18.

*Dunaliella salina* (Dun.) Teod. (Fig. 25).

Cultures sur gélose à 0,5 % avec un mélange de 230 cc. de solution Knop à 1/10 avec 765 cc. d'eau salée du « Lacul-sarat » ayant une densité de 1,095.

Au bout de 47 jours de culture (20 déc. - 5 févr.), j'ai constaté les faits suivants. En lumière blanche (fig. 25 L) et en lumière rouge (fig. 25 R), l'intensité de la multiplication des cellules a été presque la même et plus grande qu'en lumière bleue (fig. 25 B) et en lumière verte (fig. 25 V) ; d'autre part le développement est moins prononcé à la lumière verte qu'à la lumière bleue.

#### *Expériences sur les Diatomées*

Nous verrons dans les expériences N°s 29, 30, 31, et 43, faites sur les Diatomées d'eau douce (*Navicula radiosa* Ktz), que ces Algues semblent se développer mieux dans la région la plus réfrangible du spectre visible (vert, bleu, violet) que dans l'autre (rouge, orange.) Mais employant des écrans mieux analysés au point de vue de la quantité d'énergie radiante transmise, j'ai constaté que les Diato-

(1) Consulter également : Mlle Florence E. MEIER, Recherches expérimentales sur la formation de la carotine chez les Algues vertes unicellulaires, Thèse de Genève, 1929.

mées suivent, elles aussi, la règle générale de croissance et de multiplication constatées pour les Algues vertes et pour les Cyanophycées, c'est-à-dire que, dans la lumière rouge-orangée, le développement est toujours plus prononcé que dans la lumière verte et sur-

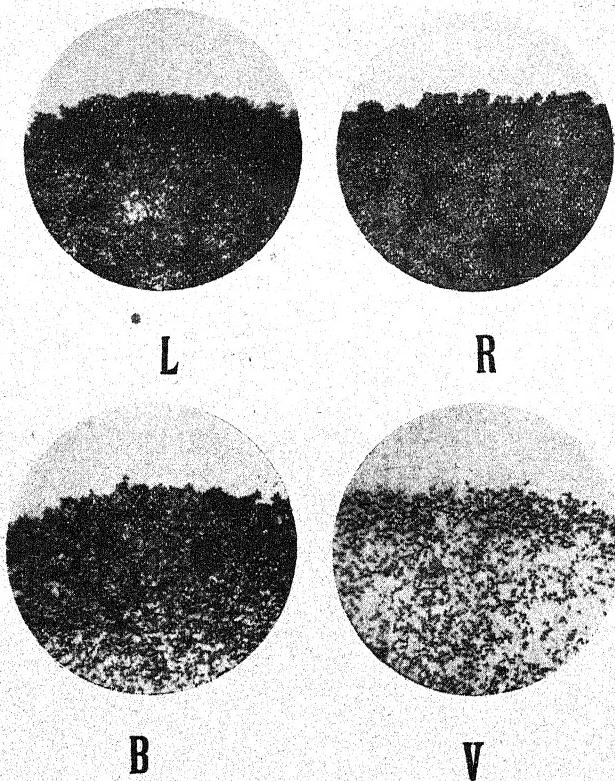


Fig. 25. — *Dunaliella salina*. Intensités du développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte N° 1, V et à la lumière bleue B.

tout que dans la lumière bleue. Voir également les résultats des expériences N° 7 et 7 bis.

#### EXPÉRIENCE N° 19.

*Diatomées d'eau salée*. (Fig. 26).

J'ai cultivé, dans cette expérience, un mélange de diverses espèces de Diatomées récoltées dans un lac salé de Sovata (« Lacul sarat

rosu ») ; les cultures ont été faites sur gélose à 1,5 % avec un mélange de 230 cc. de solution de Knop à 1/10 et de 765 cc. d'eau salée dont la densité était de 1,095 ; à ce mélange on avait ajouté encore 0,02 % de  $K^2HPO_4$  et 0,02 % de  $KNO_4$ .

On a placé, derrière chacun des écrans, huit boîtes de Pétri, sur deux rangs.

Au bout de 10 jours (7-17 février), on a constaté, entre les cultures, les différences qu'on peut observer sur les fig. 26 L (lumière blanche), 26 R (lumière rouge), 26 V (lumière verte), 26 B (lumière bleue). Le développement est donc plus grand en lumière blanche

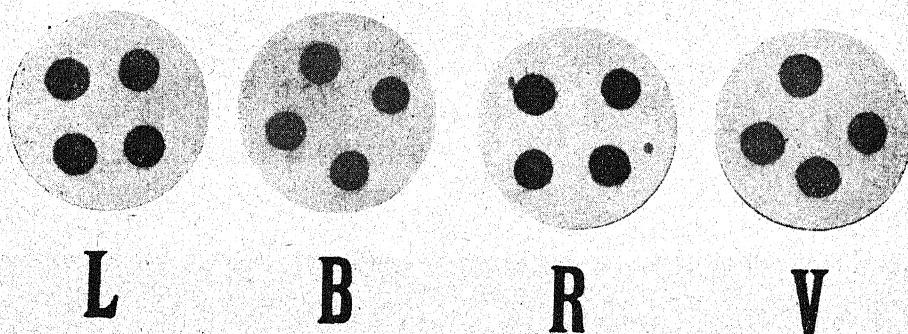


Fig. 26. — *Diatomées d'eau salée*. Intensités du développement à la lumière blanche B, à la lumière bleue L, à la lumière rouge R et à la lumière verte V.

et en lumière rouge qu'en lumière verte ; en lumière bleue, il est plus faible qu'en lumière verte.

#### EXPÉRIENCE N° 20 *Diatomées d'eau salée* (Fig. 27).

Mélange de différentes espèces récoltées dans un lac de Sovata (« Lacul rosu »). Culture sur gélose à 0,5 % avec une mixture de 230 cc. de solution de Knop à 1/10 et 765 cc. d'eau salée de densité 1,095.

Après 47 jours (20 déc. - 5 févr.), les cultures se présentaient sous les aspects des fig. 27 L (lumière blanche), 27 R (lumière rouge), 27 B (lumière bleue), 27 V (lumière verte) ; le degré du développement va en décroissant dans le sens suivant : lumière blanche, lumière rouge, lumière verte, lumière bleue.

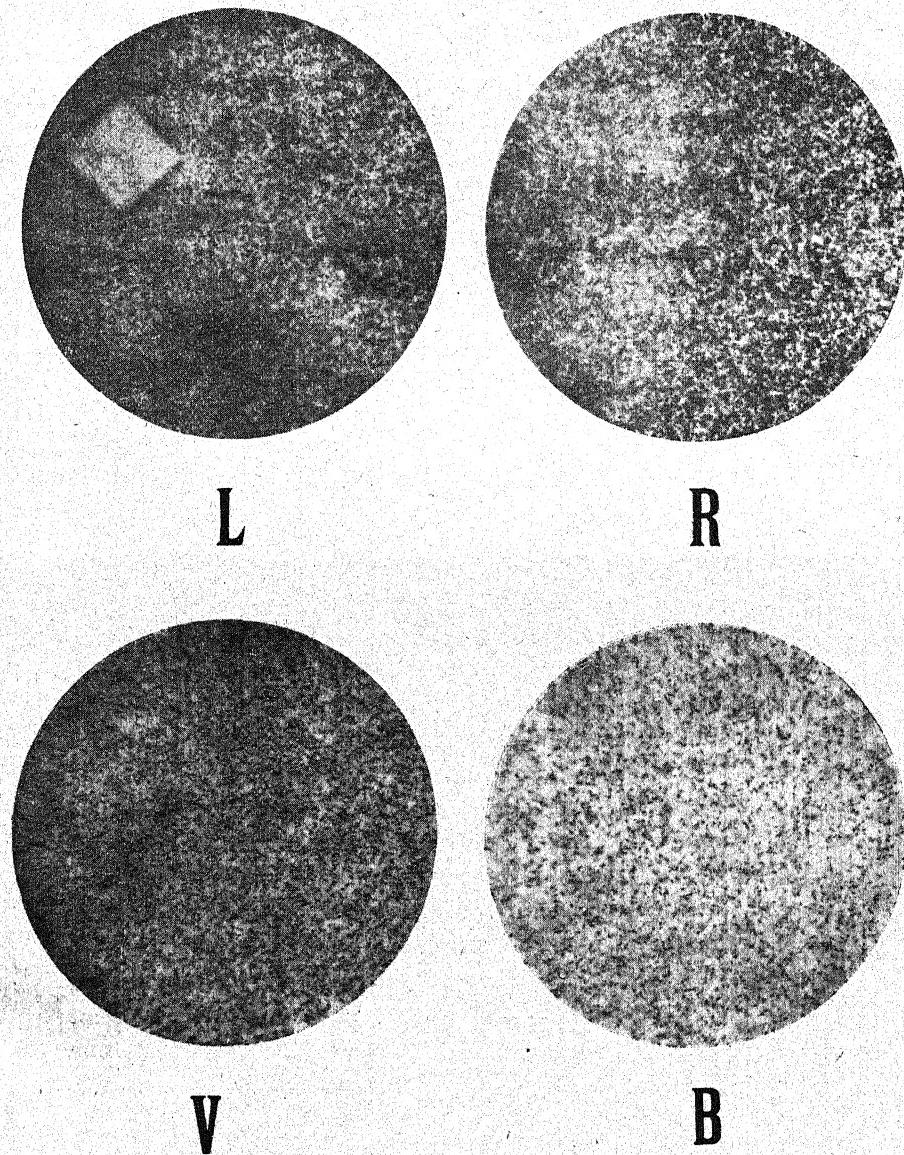


Fig. 27. — *Diatomées d'eau salée*. Intensités du développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière bleue B et à la lumière verte N° 1, V.

## EXPÉRIENCE N° 21

*Diatomées d'eau salée.*

Mélange de diverses espèces récoltées dans le lac salé de Turda. Culture sur gélose à 1,5 % avec 230 cc. de solution de Knop à 1/10 et 510 cc. d'eau salée de densité 1,095.

Durée de l'expérience : 38 jours (18 mars-25 avril). En lumière blanche et en lumière rouge, le développement a été grand et à peu près égal ; en lumière verte N° 1 et N° 2 ainsi qu'en lumière bleue le développement a été beaucoup plus faible.

## V. TROISIÈME CATÉGORIE D'EXPÉRIENCES

*Éclairement par la lumière du jour. Écrans colorés de Schott. Mesures spectrophotométriques des quantités centissimales de lumière transmise et correction de ces valeurs par rapport à la composition spectrale de la lumière diffuse du soleil.*

Un certain nombre d'expériences ont été effectuées avec les écrans Schott, mais la source qui éclairait les cultures, au lieu d'être la lumière d'une lampe électrique, comme dans les expériences précédemment décrites, était la lumière du jour. Il a fallu donc, dans ces circonstances, corriger les quantités de radiations qui traversaient les écrans, en les rapportant à la composition spectrale de la lumière du jour. Mais, dans ce cas, la lumière étant variable, comme il sera indiqué dans l'exposé des expériences suivantes, la correction relativement à une source déterminée était difficile à réaliser. En effet, l'existence d'une atmosphère variable provoque des fluctuations considérables aussi bien de l'intensité que de la qualité des radiations qui arrivent à la surface de la terre. La composition spectrale varie pendant les diverses heures de la journée, suivant que le soleil est plus ou moins haut dans le ciel (1) et suivant que cet astre ou le ciel sont, soit découverts soit partiellement ou complè-

(1) Lorsque la hauteur du soleil est de 11°,3 le rapport  $\frac{\lambda 675}{\lambda 475} = \frac{22}{11} = 2$ , tandis qu'à 63° ce même rapport est comme  $\frac{48,5}{52,5} = 0,90$  (d'après KIMBALL in PINCUSSEN L., Photobiologie, 1930, p. 44, fig. 9).

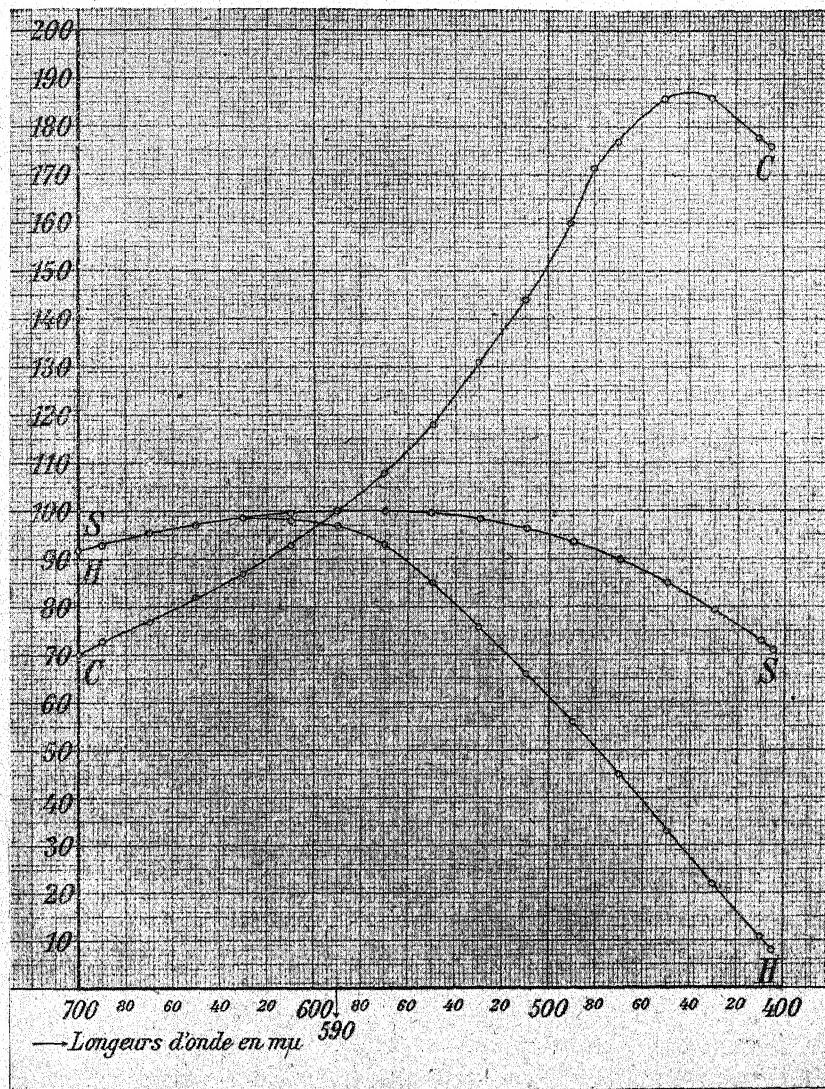


Fig. 28. — Composition spectrale de la lumière du jour. CC, ciel bleu ; SS, lumière directe du soleil ; SH, lumière du jour en hiver.

tement couverts de nuages (voir la fig. 28 courbes SS et CC). FUNKE (1) a effectué les corrections en admettant que, dans ses expériences, les plantes recevaient, sans interruption, la lumière diffuse du *ciel bleu*, qui possède, comme on le sait, une composition spectrale assez différente de celle envoyée directement par le soleil ou par le ciel couvert de nuages (2); en effet, dans la lumière diffuse du ciel bleu, il y a deux fois et demie plus de rayons bleus que de rayons rouges;

par exemple  $\frac{\lambda 470}{\lambda 690} = \frac{180}{72} = 2,5$  (Voir la fig. 28 courbe CC (3).

Mes armoires, pourvues d'écrans colorés, étaient exposées à la lumière du jour dans une chambre très bien éclairée du laboratoire possédant de grandes fenêtres ; les armoires étaient rangées auprès de ces fenêtres qui étaient orientées, les unes vers le midi ; les autres, vers le sud-ouest. Les cultures ne recevaient jamais ni la lumière directe du soleil, ni la lumière directe du ciel bleu, mais seulement une lumière diffuse un peu spéciale. En effet, les armoires étaient protégées contre la lumière directe par une feuille extrêmement mince de papier paraffiné, fixé sur la croisée, de manière à préserver les armoires de la lumière directe du soleil. Néanmoins, une partie de la fenêtre permettait à la lumière du jour d'entrer directement dans la chambre qui était ainsi très bien éclairée. Cette lumière du jour qui pénétrait dans le laboratoire d'expériences était plutôt semblable à celle envoyée par un ciel plus ou moins couvert de nuages.

Pour faire les corrections des valeurs centissimales de la lumière transmise par mes écrans, je me suis décidé à prendre, comme base de calcul, les valeurs de la composition spectrale du ciel couvert de nuages ; on sait que la composition *qualitative* de cette lumière est semblable à celle de la lumière directe du soleil (4). Comme on peut en juger par la courbe SS (fig. 28), cette lumière est à peu près « neutre », c'est-à-dire qu'on y constate approximativement la même quantité d'énergie pour toutes les longueurs d'onde depuis le rouge

(1) G. L. FUNKE, On the influence of light of different wave-lengths on the growth of plants, *Recueil des travaux bot. néerl.*, vol. 28, 1931, p. 431.

(2) P. W. CUNLIFFE, The color of the light sources, sunlight and skylight, *The journal of the textile Institute*, vol. XX, № 2, 1929, p. 44.

(3) M. LUCKIESH, Color and its applications, 1927, Table XXIII, p. 359.

(4) P. W. CUNLIFFE, l. c., p. 34.

jusqu'au bleu ; ainsi le rapport entre le rouge  $\lambda$  690 et le bleu  $\lambda$  470 est comme  $\frac{93}{91} = 1,02$ . Cependant ces valeurs ne peuvent pas être valables que pour les mois d'été et pour la fin du printemps ; à commencer par le mois d'octobre et en hiver, les rayons bleus ne représentent, en moyenne, que la moitié des rayons rouges (1).

Puisque les données de la courbe SS (fig. 28) ne sont plus applicables pour la lumière de l'hiver, j'ai construit une autre courbe où les rayons rouges sont deux fois plus intenses que les rayons bleus (Voir la courbe S H, fig. 28).

Pour les expériences effectuées pendant le printemps et l'été, j'ai corrigé les transmissions des écrans en me basant sur les valeurs de la courbe SS, tandis que, pour les mois de l'hiver, j'ai pris comme base de calcul les valeurs de la courbe S H.

### Expériences sur les Algues vertes.

#### EXPÉRIENCE N° 22

*Hormidium flaccidum* Al. Br. (Fig. 29).

Culture sur gélose purifiée à 0,6 % avec une solution de Knop à 1/10. On a employé les écrans Schott suivants :

	QUANTITÉS DE LUMIÈRE
1. Lumière rouge : verre rouge RG4 — 2 mm + NG5 — 1 mm.	87
2. — verte : verre vert VG1 — 2 mm .....	161
3. — bleue : verre bleu BG4 — 2 mm.....	143

Après 52 jours (4 mars-25 avril), on a constaté, comme on peut le voir par les fig. 29 C, 29 R, 29 V, 29 B, que le développement est plus intense en lumière rouge qu'en lumière bleue. Par conséquent, quoique l'intensité de la lumière bleue soit plus d'une fois et demie plus grande que celle de la lumière rouge, c'est à cette dernière sorte de lumière que la croissance des filaments a été la plus prononcée.

(1) P. W. CUNLIFFE, I. C. P. T 34.

## EXPÉRIENCE N° 23

*Hormidium flaccidum* Al. Br. (Fig. 30).

Culture sur gélose purifiée à 0,6 % avec de la solution Knop à 1/10. Les écrans Schott utilisés ont été les suivants.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE		
1. Lumière rouge : verre rouge RG4 — 2 mm + RG2 — 2 mm.	119	
2. — verte : verre vert VG1 — 4 mm.....	76	
3. — bleue : verre bleu BG4 — 4 mm.....	100	

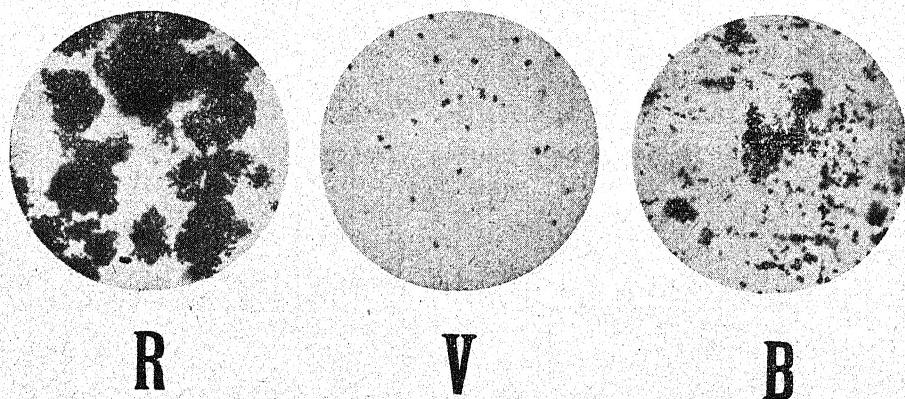
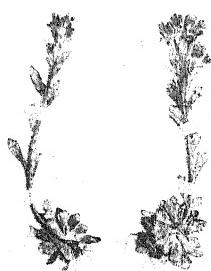


Fig. 31. — *Cosmarium* sp. Intensités du développement à la lumière rouge R, à la lumière verte V et à la lumière bleue B.

Au bout de 52 jours (4 mars - 25 avril), on a observé que le degré de la croissance des filaments, derrière les trois sortes d'écrans colorés, va en diminuant dans le sens suivant : lumière rouge → lumière bleue → lumière verte, comme on peut le voir par les fig. 30 C, 30 R, 30 V, 30 B.

(à suivre.)



*Saxifrage petraea* G.G.

annuel

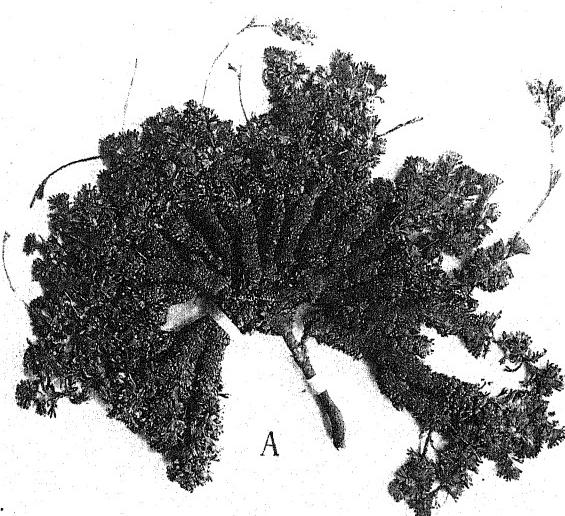


*Sax. muscoides* Wulf.

vivace, en coussinet dense.



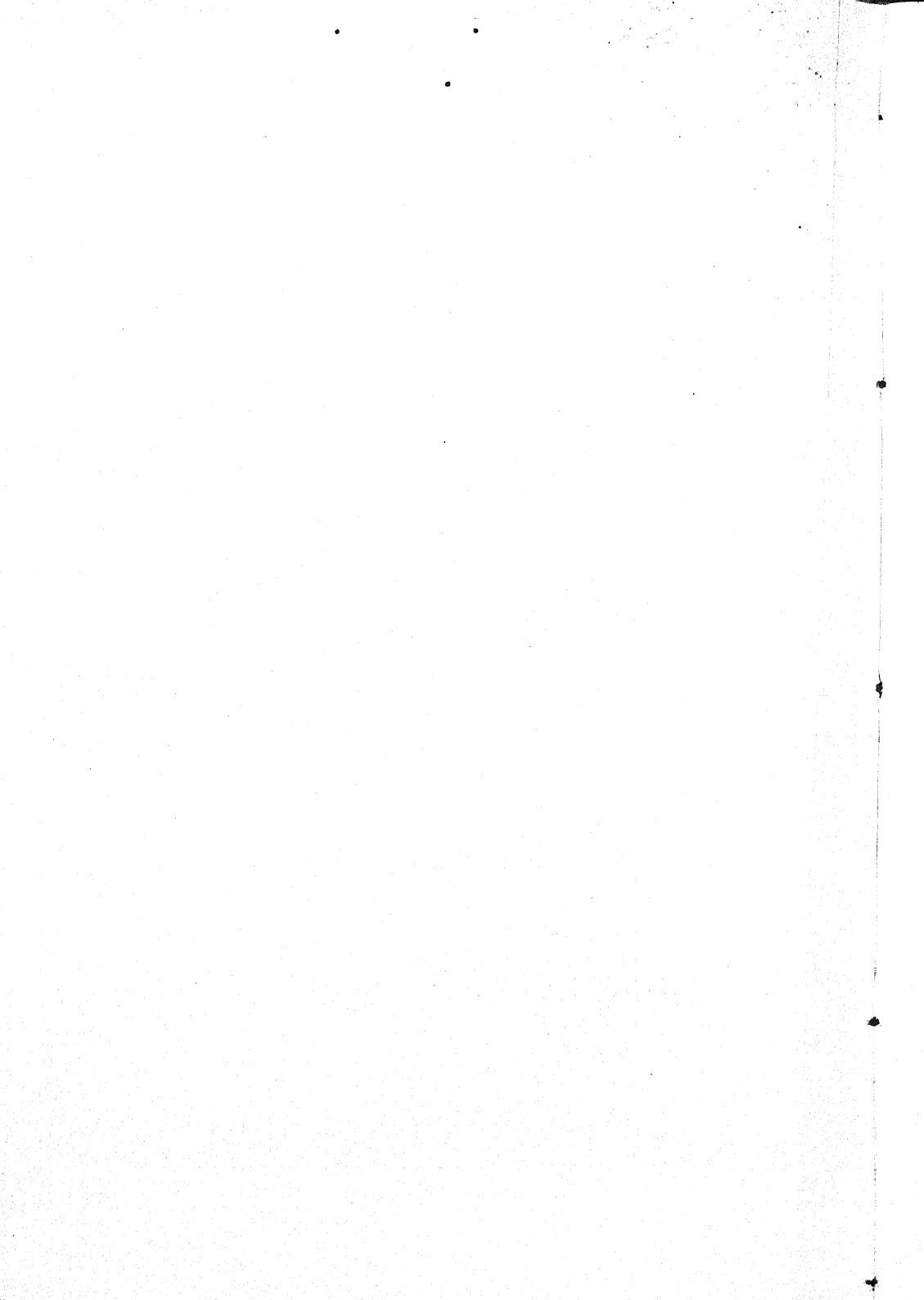
B

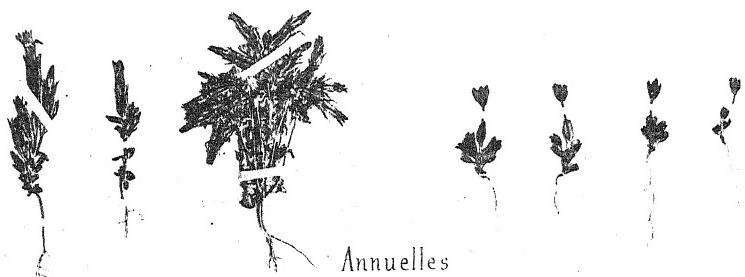


*Sax. Greenlandica* G.G. non L.

vivace; A forme exposée, en coussinet dense

B forme abritée, lâche





Annuelles

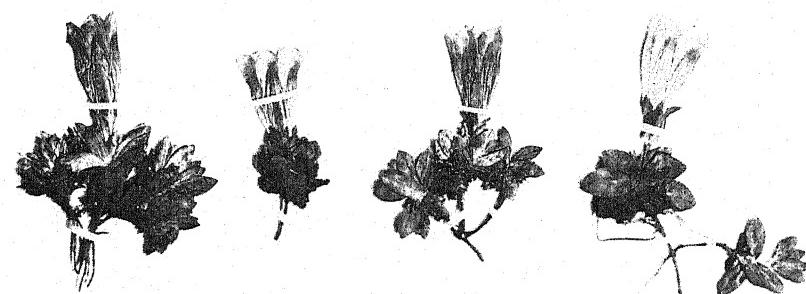
*Gentiana nivalis* L.

*G. tenella* Rottb.

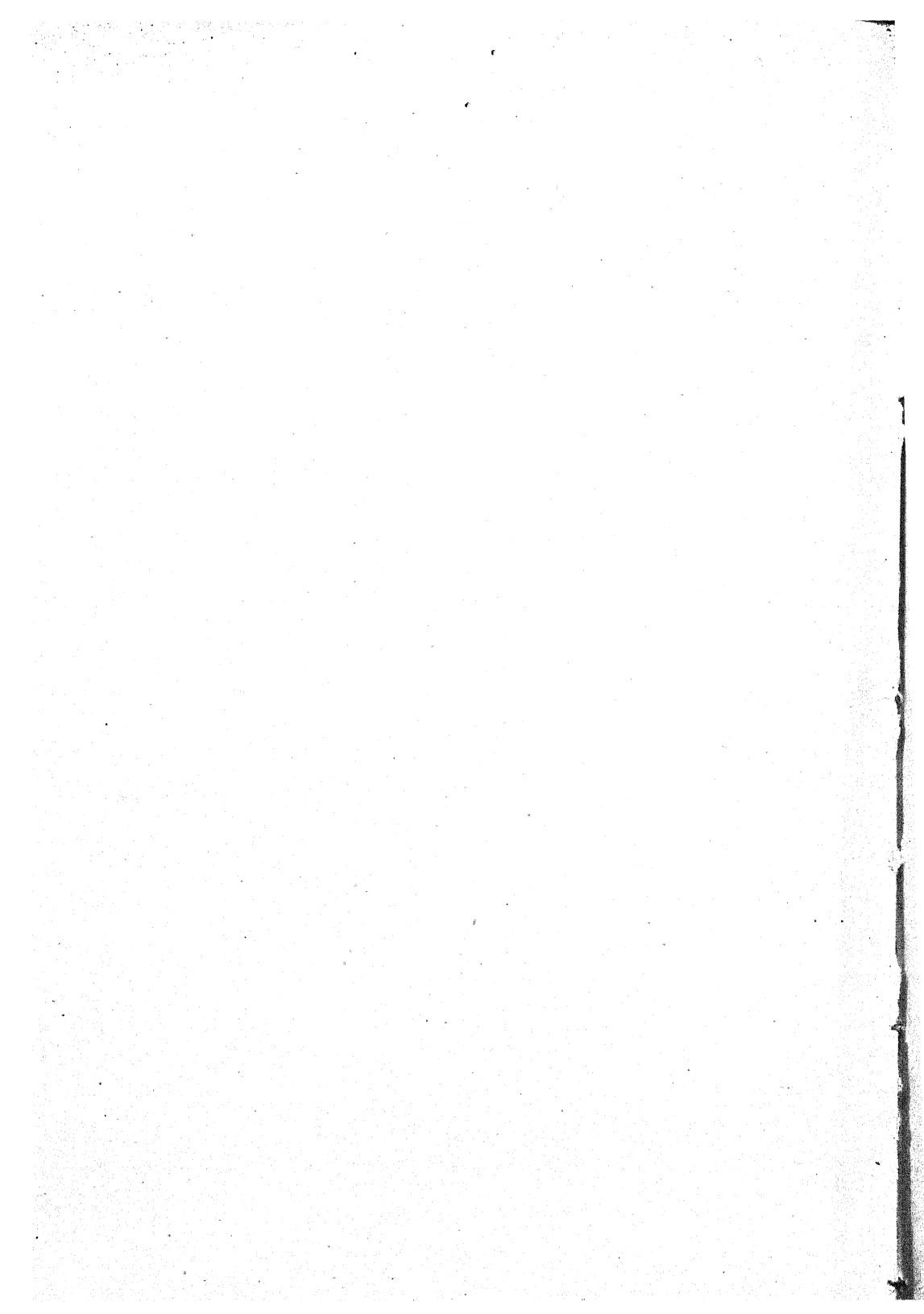


*Gentiana verna* L.

Vivace



*Gentiana alpina* Willd. vivace



NOTICE  
SUR  
**GUSTAVE CHAUVEAUD**

par M. H. CHERMEZON

---

L'année 1933 nous a fait perdre, en la personne de Gustave CHAUVEAUD, un botaniste de premier ordre, dont l'œuvre marque un progrès décisif et une orientation toute nouvelle de l'anatomie végétale.

Né à Aigre (Charente), en 1859, CHAUVEAUD avait commencé très modestement par apprendre un métier, celui de mécanicien ; mais il avait eu, dès l'enfance, le goût des plantes et des insectes : et ce tempérament de naturaliste devait décider de son avenir. Venu à Paris exercer sa profession, il avait eu assez de volonté, malgré les conditions difficiles où il se trouvait, pour faire en même temps les études qu'il jugeait indispensables et prendre ses grades universitaires. Après le baccalauréat, il avait obtenu les licences ès-sciences naturelles et ès-sciences physiques, passé avec succès le concours d'agrégation des lycées, pour terminer par le doctorat ès-sciences et le doctorat en médecine. Il avait donc réussi, par son intelligence et son travail, à acquérir une solide culture scientifique, qui le mettait à même d'entreprendre des recherches personnelles.

Entre temps, il avait vu s'améliorer sa situation matérielle, d'abord par une bourse au Muséum, puis par un poste de préparateur aux Hautes-Etudes, dans le laboratoire de Van TIEGHEM ; il avait ensuite été nommé chef de travaux pratiques de botanique (P. C. N.) à la Faculté des sciences de Paris, et devait le rester jusqu'à sa retraite, tout en assurant les fonctions de directeur-adjoint,

puis de directeur aux Hautes-Etudes. C'est donc au Muséum et au P. C. N. que s'est écoulée toute son existence scientifique.

L'œuvre de CHAUVEAUD porte sur diverses parties de l'anatomie des plantes supérieures ; elle a été effectuée presque entièrement avec une technique extrêmement simple, mais qui nécessitait une sûreté de main vraiment exceptionnelle, quand il s'agissait de couper, à des niveaux donnés, des organes à peu près filiformes ; la coloration et la recherche des coupes étaient effectuées à l'aide d'appareils ingénieux (microplyne et microzète), spécialement imaginés à cet effet et qui rendent encore les plus grands services.

Je suis obligé, pour ne pas trop allonger cet exposé, de laisser de côté, malgré leur intérêt, quelques travaux portant sur des questions que CHAUVEAUD a abordées accessoirement ou n'a plus touchées par la suite, développement de *Vincetoxicum*, hybrides de *Vitis*, mouvement des étamines de *Berberis*, etc.

Sa thèse de sciences naturelles, portant sur les laticifères, doit par contre nous arrêter un instant, car elle montre déjà ses qualités d'anatomiste précis et perspicace, sur un sujet où régnait alors une grande confusion. En suivant, chez les *Euphorbia* par exemple, le développement à partir de l'embryon, CHAUVEAUD a pu voir qu'il se différencie très tôt un certain nombre de cellules primordiales, situées autour du cylindre central et diversement disposées suivant les espèces ; chacune d'elles s'allonge et se ramifie, en divisant abondamment ses noyaux, mais sans jamais se cloisonner ni s'anastomoser avec ses voisines ; tout le système sécréteur de l'adulte, si développé soit-il, dérive uniquement de ce petit nombre de cellules spéciales. Ce type de laticifères « continu » est donc bien différent des files sécrétrices, avec ou sans résorption de cloisons, qu'on observe souvent ailleurs ; quand il coexiste avec elles (certains *Aleurites*), il est limité à l'embryon, alors que celles-ci caractérisent la plante adulte ; c'est donc un type d'appareil sécréteur plus primitif et non pas, comme on croyait, un type perfectionné.

Un appareil sécréteur un peu analogue, bien que plus simple, a été découvert par CHAUVEAUD chez les Conifères, mais seulement dans l'embryon et la très jeune plante ; il est formé de tubes étroits et très allongés, qui par la suite disparaissent ou se recloisonnent en se transformant en parenchyme ou en fibres ; homologues des

tubes gommeux des Cycadées, ces éléments n'ont rien de commun avec l'appareil sécréteur des Conifères adultes, constitué par les canaux sécréteurs bien connus ; il est à remarquer que les *Taxus*, dépourvus de canaux sécréteurs, possèdent les tubes en question. C'est encore là un appareil primitif, sans doute en voie de régression.

De nombreuses publications ont ensuite porté sur le liber et notamment sur l'évolution des tubes criblés dans les divers organes et les divers groupes. Chez les Gymnospermes, on observe, à l'état jeune, un liber précurseur à tubes criblés très peu différenciés, cédant graduellement la place au liber normal de l'adulte ; c'est encore un exemple d'éléments archaïques subsistant seulement dans les premiers stades du développement, et cela constitue un argument anatomique de plus en faveur de l'ancienneté du groupe. Chez les Angiospermes comme chez les Ptéridophytes, les premiers tubes criblés, qui se différencient presque toujours avant les premiers vaisseaux, sont d'emblée très évolués ; ils montrent un maximum de différenciation, mis en évidence par certains réactifs, correspondant au stade de formation des cibles et de fonctionnement optimum.

Les travaux précédents ont conduit CHAUVEAUD à l'étude de l'évolution générale de l'appareil conducteur, étude qui constitue son œuvre capitale, tant par la nouveauté des faits observés que par les conséquences qui en découlent. Dès le début de ses recherches, en 1891, il avait en effet constaté, dans la plantule de *Raphanus*, des dispositions vasculaires identiques dans la racine, la tige hypocotylée et le cotylédon ; le fait était tellement en contradiction avec les idées régnantes qu'il n'avait pas cru devoir le publier avant vérification, d'autant qu'il lui avait été impossible de convaincre VAN TIEGHEM ; c'est seulement une dizaine d'années plus tard, après avoir retrouvé les mêmes dispositions dans un grand nombre de plantes, qu'il devait enfin commencer à exposer ses résultats.

L'essentiel de ceux-ci consiste en la succession, chez les plantes supérieures, de trois phases (alterne, intermédiaire et supérposée), caractérisées par le sens de la différenciation vasculaire et par la position du xylème par rapport au phloème. Alors que cette succession est lente dans la racine, où la phase alterne est toujours visible et peut même être seule représentée, elle est plus rapide dans la tige et la feuille ; il existe en effet une « accélération basifuge »,

c'est-à-dire d'autant plus forte qu'on s'élève dans la plante ; dans ces deux organes notamment, l'accélération se traduit soit par une disparition précoce des phases alterne et intermédiaire, soit même par leur totale inexistence ; dans ce cas extrême, les premiers vaisseaux différenciés sont en position superposée et on a par conséquent d'emblée un faisceau libéroligneux ; c'est ce qu'on observe parfois dans l'hypocotyle et le cotylédon, constamment dans la tige épicotylée et la feuille proprement dite des Phanérogames. Chez beaucoup de Monocotylédones, la succession précédente va même plus loin, dans la tige et dans certaines parties de la feuille ; à la phase superposée fait suite alors une phase périphérique, à bois entourant le liber.

CHAUVEAUD a donné le nom de second cycle à cette succession qui part de la phase alterne pour aboutir à la phase superposée ou éventuellement périphérique ; il la considère comme caractéristique des Phanérogames. Dans la tige des Ptéridophytes en effet, il constate souvent une autre succession, plus primitive, débutant par une phase centrique (liber entourant un bois dont la différenciation part du centre de l'organe), passant par une phase excentrique, et aboutissant à une phase alterne ; cette évolution, bien observée dans le développement de *Psilotum*, constitue le premier cycle.

L'ensemble des deux cycles comprend donc la totalité de l'évolution vasculaire constatée dans les divers groupes, étant entendu que les formations secondaires en rapport avec la croissance en épaisseur ne sont qu'un cas particulier de la phase superposée, au moins chez les plantes actuelles. Mais en fait, suivant les groupes et les organes, une partie seulement de cette évolution se trouve réalisée. C'est ainsi que la racine débute partout par la phase alterne, qu'elle peut ou non dépasser, sans aller au delà de la phase superposée. La tige est au contraire beaucoup plus variée ; son état initial et son état final correspondent, suivant les cas considérés, à telles ou telles des phases énumérées.

Chez les Phanérogames, où les stades centrique et excentrique n'existent pas, la tige débute, comme nous avons vu, soit par la phase alterne (certains hypocotyles), soit par une des phases plus évoluées, du fait de l'accélération ; au point de vue de l'appareil con-

ducteur, elle montre là une structure moins primitive que la racine, ce qui n'autorise nullement à l'en faire dériver en tant qu'organe.

On voit immédiatement le très grand intérêt des faits découverts par CHAUVEAUD et de l'interprétation qu'il en donne. C'est tout d'abord la démonstration de l'unité d'évolution vasculaire, les divers types de structure naguère opposés les uns aux autres ne se distinguant plus que par la vitesse relative de cette évolution et les stades initiaux ou terminaux qui la limitent. C'est aussi, par voie de conséquence, la ruine des théories émises pour expliquer le « passage » de la tige à la racine (ou l'inverse), soit par rotation des faisceaux, soit par raccord. C'est enfin une conception toute nouvelle de la structure réalisée dans la tige épicotylée et la feuille des Phanérogames : les premiers vaisseaux différenciés, malgré leur identité histologique, n'y sont nullement homologues des premiers vaisseaux de la racine, étant toujours superposés et en outre, le plus souvent, d'origine secondaire ; à proprement parler, et contrairement à la notion courante, la structure primaire n'est plus (ou presque plus) représentée ici même dans le jeune âge, et on observe dès le début un type particulier de structure secondaire (1).

La dernière série de travaux effectués par CHAUVEAUD a porté sur la constitution générale des plantes vasculaires. Il a été amené, par l'étude du développement, à considérer la plante comme formée d'une série d'unités fondamentales, les « phyllorhizes » ; chacune d'elles comprend une partie inférieure ou rhize et une partie supérieure ou phylle, celle-ci différenciée en une caule basilaire et une feuille terminale ; les diverses phyllorhizes sont reliées par leurs caules, dont l'ensemble constitue la tige, formation par conséquent complexe. Chez les Monocotylédones, les deux premières phyllorhizes sont séparées dans le temps et leurs rhizes restent distinctes en tant que racines ; chez les Dicotylédones, elles sont contemporaines et ont dès l'origine une partie commune, début de la tige et de la racine, cette dernière remplaçant les rhizes, généralement absentes, des phyllorhizes ultérieures. Le système vasculaire élémentaire, cor-

(1) Il y a souvent, je crois, avantage à séparer, dans le langage, cette structure secondaire de début, à arcs génératrices limités et faisceaux séparés, de la structure secondaire généralisée, au sens classique ; on pourrait dire « structure secondaire limitée » ou « structure post primaire », pour désigner la structure dite à tort primaire.

respondant à chaque phyllorhize, est le « convergent », constitué tout d'abord par un faisceau ligneux alternant avec deux demi-faisceaux libériens, et susceptible de présenter, par la suite, les différentes phases d'évolution dont nous avons parlé antérieurement.

Les conceptions que je viens de résumer trop brièvement ont rencontré des oppositions et suscité des controverses souvent très vives ; la complexité des questions soulevées, l'originalité des points de vue, l'opposition de ceux-ci aux théories classiques et les changements de terminologie qui en découlent, expliquent en grande partie pourquoi ces idées ont été parfois imparfaitement comprises. Certains d'ailleurs, et non des moindres, Van Tieghem par exemple, après avoir résisté longtemps, se sont finalement ralliés aux vues de Chauveaud sur l'évolution de l'appareil conducteur, convaincus par la rigueur des faits observés et la solidité de l'argumentation.

Les objections qui ont été faites, et qu'il n'y a pas lieu d'examiner ici, semblent jusqu'à présent fort peu convaincantes, en ce qui concerne les plantes actuelles, dont le développement peut être bien suivi. Parmi les fossiles, que Chauveaud n'a que rarement pu étudier et où les stades de début nous seront sans doute généralement toujours inconnus, beaucoup de structures s'expliquent aussi sans difficultés sérieuses ; il en est d'autres qui sont assurément plus délicates et ont provoqué d'autres interprétations ; même si ces structures devaient se montrer absolument irréductibles, ce qui reste à voir, je ne crois pas qu'il soit pour cela légitime d'en tirer argument contre la très grande généralité des conceptions de Chauveaud. Pour ma part, il ne me semble nullement impossible que certains rameaux éteints aient présenté une évolution vasculaire plus ou moins différente de celle que nous observons d'ordinaire ; je dirais même que c'est assez probable. Je ne crois pas trahir la pensée de Chauveaud en affirmant qu'il n'a nullement prétendu codifier toute l'anatomie des plantes supérieures, mais simplement ouvrir une voie nouvelle, bien étayée par les faits et suffisamment satisfaisante pour l'esprit.

J'ai fait allusion, au début de cette notice, à l'habileté technique de Chauveaud, ainsi qu'à sa puissance de travail ; l'exposé précédent montrera, j'espère, quelle fut sa valeur scientifique, faite d'un talent d'observation extrême joint à une vive originalité et un très grand bon sens. Il faut insister sur ce point qu'il

n'avait nullement l'esprit du théoricien, qui croit pouvoir tout tirer de son seul génie ou de ce qu'il considère complaisamment comme tel. Nul plus que CHAUVEAUD n'avait le respect des faits positifs et tous ses travaux ont été entrepris sans idée préconçue ; mais sa grande intelligence lui a permis de voir ce qui se dégageait de ces faits ; après les avoir contrôlés avec un scrupule poussé au delà des limites habituelles, il s'est décidé sans aucune hâte, comme il convient, à en tirer les conséquences. Il a été amené ainsi à des conclusions d'une très grande portée générale, qui constituent, dans l'histoire de l'anatomie végétale, une de ces étapes remarquables, à la fois rénovation et point de départ pour les recherches futures. Ceci ne doit pas être oublié et ses contradicteurs eux-mêmes rendront hommage, je pense, à ses mérites et à son œuvre.

A ses qualités de savant, CHAUVEAUD joignait des dons personnels inestimables. Totalement dépourvu d'ambition, il avait en tout une modestie, une droiture, une solidité de jugement et une indépendance d'esprit exceptionnelles. C'est dire combien ont été favorisés ceux qui ont fait leurs débuts sous sa direction et ont pu profiter, non seulement de ses conseils, mais aussi des conversations, anatomiques ou autres, qu'il aimait tant et qui étaient un des charmes de son laboratoire ; il y avait là une atmosphère de travail désintéressé, de liberté et de confiance qui n'est pas toujours réalisée ailleurs et qu'on ne peut oublier. J'ai vécu assez longtemps aux côtés de CHAUVEAUD pour lui en garder une reconnaissance profonde et je suis assuré qu'il en est de même de tous ceux qui ont été ses collaborateurs, ses élèves et ses amis.

---

## LISTE DES PUBLICATIONS

---

- Nouveau procédé technique pour la préparation des coupes. *Bull. Soc. philomath.*, 8<sup>e</sup> sér. III (1891).
- Appareil pour la préparation, la recherche et le montage des coupes. *Bull. Soc. philomath.*, 8<sup>e</sup> sér. III (1891).
- Sur l'absence de plan de symétrie dans l'embryon du Dompte-venin (*Vincetoxicum*). *Bull. Soc. philomath.*, 8<sup>e</sup> sér., III (1891), 83.
- Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées, Urticacées, Apocynées et Asclépiadées. *Ann. Sc. nat.*, 7<sup>e</sup> sér. XIV (1891), 1-161, 3 fig. 8 pl.
- Sur l'insertion dorsale des ovules chez les Angiospermes. *C.-R. Ac. Sc.*, CXIV (1892), 141-143.
- Sur la structure de l'ovule et le développement du sac embryonnaire du Dompte-Venin (*Vincetoxicum*). *C.-R. Ac. Sc.* CXIV (1892), 313-315.
- Sur la fécondation dans le cas de polyembryonie. *C.-R. Ac. Sc.*, CXIV (1892), 504-505.
- Sur la fécondation dans le cas de polyembryonie. Reproduction chez le Dompte-Venin (*Vincetoxicum*). Paris (1892), 112 p., 72 fig.
- Sur l'invasion d'une plante américaine. *Naturaliste* (1892).
- Moyen d'assurer et de rendre très hâtive la germination des Vignes. *C.-R. Ac. Sc.* CXVIII (1894), 211-212.
- Sur les caractères internes des graines de Vignes et leur emploi dans la distinction des espèces et la détermination des hybrides. *C.-R. Ac. Sc.* CXVIII (1894), 485-487.
- Mécanisme des mouvements provoqués du *Berberis*. *C.-R. Ac. Sc.* CXIX (1894), 103-105.
- Sur le développement des tubes criblés chez les Angiospermes. *C.-R. Ac. Sc.* CXX (1895), 165-166.
- Sur le développement du faisceau libérien de la racine des Graminées. *Bull. Muséum* I. (1895), 209.
- Sur le mode de formation des faisceaux libériens de la racine des Cypéracées. *Bull. Soc. bot. Fr.* XLII (1895), 450-451.
- Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones. *Ann. Sc. nat.*, 8<sup>e</sup> sér. IV (1898), 307-386. 6 pl.
- Sur l'évolution des tubes criblés primaires. *C.-R. Ac. Sc.* CXXV (1897), 546-457.
- Sur la structure de la racine de *l'Hydrocharis morsus-ranae*. *Rev. gén. Bot.* IX (1897), 305-312, 5 fig.
- Sur le rôle des tubes criblés. *Rev. gén. Bot.* IX (1897), 427-430.
- Sur les caractères anatomiques des *Euphorbia peplus* et *E. peploides*. *Journ. Bot.* XI (1897), 354.

- Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Dicotylédones. *Ann. Sc. nat.* 8<sup>e</sup> sér. XII (1900), 333-394, 4 pl.  
 Sur la structure des plantes vasculaires. *C.-R. Ac. Sc.*, CXXXII (1901), 93-95.
- Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot (*Phaseolus*). *Bull. Muséum*, VII (1901), 23-27, 4 fig.
- Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et lignieux à leur disposition superposée dans le Trocart (*Triglochin*). *Bull. Muséum*, VII (1901), 124-130, 12 fig.
- Sur un organe sensitivo-moteur de l'Epine-vinette (*Berberis*). *Bull. Muséum*, VII (1901), 182-188, 6 fig.
- De la formation du péricycle de la racine dans les Fougères. *Bull. Muséum*, VII (1901), 277-280, 4 fig.
- Sur la structure de la racine de l'*Azolla*. *Bull. Muséum*, VII (1901), 366-372, 5 fig.
- Observations sur la racine des Cryptogames vasculaires. *C.-R. Ac. Sc.*, CXXXIII (1901), 54-55.
- Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur, avec destruction des vaisseaux centripètes primifs, dans le cotylédon de l'Oignon (*Allium Cepa*). *Bull. Muséum*, VIII (1902), 52-59, 10 fig.
- De la variation de structure existant à l'état normal entre les racines et les radicelles de la Marsilie (*Marsilia*). *Bull. Muséum*, VIII (1902), 114-127, 12 fig.
- De la répartition des épaissements extracellulaires dans les lacunes corticales de la racine des Prêles (*Equisetum*). *Bull. Muséum*, VIII (1902), 127-129, 3 fig.
- La théorie des phytions chez les Gymnospermes. *C.-R. Ac. Sc.*, CXXXIV (1902), 910-912.
- De l'existence d'éléments précurseurs des tubes criblés chez les Gymnospermes. *C.-R. Ac. Sc.* CXXXIV (1902), 1605-1606.
- Développement des éléments précurseurs des tubes criblés dans le *Thuya orientalis*. *Bull. Muséum*, VIII (1902), 447-454, 6 fig.
- Passage de la disposition primitive à la disposition secondaire dans les cotylédons du Pin maritime (*Pinus maritima*). *Bull. Muséum*, VIII (1902), 549-559, 12 fig.
- Sur des productions cicatricielles, à forme bien définie, observées sur le tronc du Bouleau. *Bull. Muséum*, VIII (1902), 622-624, 2 fig.
- Recherches sur le développement de l'appareil conducteur de la racine des Equisétacées. *Bull. Soc. philomath.*, 9<sup>e</sup> sér. IV (1902), 21-45, 13 fig.
- Un nouvel appareil sécréteur chez les Conifères. *C.-R. Ac. Sc.*, CXXXVI (1903), 1093-1094.
- Développement des tubes précurseurs et des premiers tubes criblés dans l'*Ephedra altissima*. *Bull. Muséum*, IX (1903), 94-96, 1 fig.
- Disposition du nouvel appareil sécréteur dans le Cèdre de l'Himalaya (*Cedrus deodora*). *Bull. Muséum*, IX (1903), 243-250, 7 fig.
- Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes. *Ann. Sc. nat.*, 8<sup>e</sup> sér. XVIII (1903), 165-277, 8 pl.

- Sur le développement des Cryptogames vasculaires. *C.-R. Ac. Sc. CXXXVIII* (1904), 511-513.
- Sur la persistance de la structure alterne dans les cotylédons du Lamier blanc et de plusieurs autres Labiées. *C.-R. Ac. Sc., CXXXVIII* (1904), 770-772.
- Transformation du nouvel appareil sécréteur des Conifères. *C.-R. Ac. Sc. CXXXIX* (1904), 881-883.
- De la continuité de l'évolution foliaire dans le Sapin Pinsapo (*Abies Pinsapo*). *Bull. Muséum*, X (1904), 284-288, 4 fig.
- L'appareil sécréteur de l'If (*Taxus*). *Bull. Muséum*, X (1904), 502-512, 8 fig.
- Le liber précurseur dans le Sapin Pinsapo (*Abies Pinsapo*). *Ann. Sc. nat.* 8<sup>e</sup> sér. XIX (1904), 321-333, 4 fig.
- Origine secondaire du double faisceau foliaire chez les Sapins (*Abies*). *Ann. Sc. nat.*, 8<sup>e</sup> sér. XIX (1904), 335-348, 9 fig.
- Sur les mouvements provoqués des étamines de *Sparmannia* et des stigmates de *Mimulus*. *Bull. Soc. bot. Fr.* LII (1905), 101-102.
- Formation de la tige chez les Cryptogames vasculaires. *Bull. Soc. bot. Fr.* LIII (1906), 208-215, 7 fig.
- Persistante de la disposition alterne ou primitive dans les cotylédons de la Betterave (*Beta vulgaris*) et de plusieurs autres Chénopodiacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LIII (1906), 369-387, 13 fig.
- Sur une nouvelle interprétation des mouvements provoqués dans les étamines de *Berberis*. *Bull. Soc. bot. Fr.* LIII (1906), 694-698, 3 fig.
- Remarques au sujet de la lettre de M. Heckel relative à sa théorie des mouvements spontanés du *Berberis*. *Bull. Soc. bot. Fr.* LIV (1907), 51-52.
- Mode de formation du faisceau libéro-ligneux chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LIV (1907), 202-206, 3 fig.
- Sur la formation d'une ascidie chez le *Mahonia Aquifolium*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LIV (1907), 604-606, 1 fig.
- Sur le passage de la structure alterne à la structure concentrique avec liber externe. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LV (1908), 386-391, 7 fig.
- De la présence fréquente de l'*Ophioglossum vulgatum* dans les prairies de la Charente. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, LV (1908), 627-628.
- Les principaux types de structure des plantes vasculaires considérés comme les états successifs d'un type unique en voie d'évolution. *Actes Congrès intern. Bot. Bruxelles* 1910, II (1911), 13-18, 9 fig.
- Recherches sur les tissus transitoires du corps végétatif des plantes vasculaires. *Ann. Sc. nat.*, 9<sup>e</sup> sér. XII (1910), 1-70, 56 fig.
- L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. Sc. nat.* 9<sup>e</sup> sér. (1911), 113-436, 218 fig.
- Sur une interprétation récente de la structure attribuée à la racine de l'*Azolla filiculoides*. *Bull. Soc. bot. Fr.* LVIII (1911), 79-82, 5 fig.
- Sur l'évolution des faisceaux vasculaires dans les différentes parties de la plantule. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LVIII (1911), 705-711, 4 fig.
- Les faits ontogéniques contredisent les hypothèses des phytonistes. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LIX (1912), 4-10, 4 fig.

- Sur l'apparition d'un rameau du type *Cytisus purpureus* sur un jeune *Cytisus Adami*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LIX, (1912), 442-443.
- Le type cycadéen et la phylogénie des Phanérogames. *Bull. Soc. bot. Fr.* LIX (1912), 694-703, 7 fig.
- Rectification d'une citation faite par M. Dangeard, dans ses observations sur les plantules. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LX (1913), 436-440.
- Sur l'évolution de l'appareil conducteur dans les *Veronica*. *C.-R. Ac. Sc.*, CLVI (1913), 1326-1327.
- La constitution et l'évolution morphologique du corps chez les plantes vasculaires. *C.-R. Ac. Sc.*, CLVIII (1914), 343-346, 8 fig.
- Les Monocotylédones et les Dicotylédones possèdent le même type vasculaire. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LXVI (1919), 373-381.
- La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. Paris (1921), 155 p., 54 fig.
- L'ontogénie et la théorie des triades. *Bull. Soc. bot. Fr.* LXVIII (1921), 531-538.
- Les principales variations du développement vasculaire dans les premières phyllorhizes des Phanérogames ne sont pas déterminées par l'accroissement intercalaire. *C.-R. Ac. Sc.*, CLXXIV (1922), 1487-1489.
- Un Noyer attaqué par l'*Agaricus melleus*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LXIX (1922), 706-707.
- Une question préalable à M. Gravis. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LXIX (1922), 771-776.
- Titres et travaux scientifiques. Paris (1923), 72 p., 3 fig.
- Le protoxylème centripète est toujours primaire. Le soi-disant protoxylème centrifuge est souvent secondaire. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LXX (1923), 426-431, 2 pl.
- Dans le monde des plantes vasculaires, le type unicotylé serait en voie d'acquérir la prépondérance. *Rev. gén. Bot.* XXXV (1923), 440-454.
- Sur les tentatives répétées d'altération de la phyllorhize. *Bull. Soc. bot. Fr.*, LXXI (1924), 289-292.
- La tige est une formation plus ou moins complexe qui résulte de la coalescence de caules plus ou moins nombreuses. *Bull. Soc. bot. Fr.* LXXI (1924), 580-589, 5 fig.
- Sur les conséquences fâcheuses des séparations arbitraires en embryogénie. *Bull. Soc. bot. Fr.* LXXII (1925), 118-121.
- Les objections formulées contre la phyllorhize ne sont pas justifiées. *Rev. gén. Bot.* XLII (1930), 185-192.
- Remarques sur une conception nouvelle de la morphologie végétale. *Rev. gén. Bot.* XLII (1930), 313-320.
- Une présentation fantaisiste de la phyllorhize et de l'évolution vasculaire. *Rev. gén. Bot.* XLIII (1931), 87-93.
- Le « bois centripète » des Cycadées est une formation spéciale acquise, par ces plantes, au cours des âges et surajoutée à l'appareil conducteur typique. *Rev. gén. Bot.* XLIII (1931), 191-192.
- Il faut chercher, dans la racine, le point de départ de l'évolution vasculaire, mais non pas le point de départ de la plante vasculaire. *Bull. Soc. bot. Fr.* LXXVIII (1931), 196-201.

# ÉTUDE BIOCHIMIQUE DE *BACTERIUM XYLINUM*

par Mlle COZIC

(Suite)

---

## CHAPITRE V COLORANTS

---

- § 1. Introduction.
- § 2. Action des colorants en aérobiose.
  - a) sur la croissance.
  - b) sur la respiration.
- § 3. Potentiel limite d'oxydoréduction de *B. xylinum* en anaérobiose.
- § 4. Vitesse d'oxydoréduction.
- § 5. Croissance anaérobie de *B. xylinum*. Milieux permettant la croissance.
- § 6. Signification des résultats.

### § 1. — Introduction.

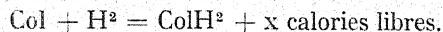
La notion de potentiel d'oxydoréduction, son application à des milieux biologiques est exposée dans des mémoires et ouvrages récents ; le plus complet de ces exposés est celui de R. WURMSER (1930). E. AUBEL et L. GENEVOIS (1928), L. MICHAËLIS (1929) avaient décrit rapidement ce nouveau système de notions. Les principes mêmes du calcul dans le cas des solutions et des composés quinoniques a été donné par HABER et ses élèves dès 1905 (voir

le traité de FOERSTER 1920). W. CLARK a introduit, en 1926, la notion de  $rH^2$ , qui est un artifice de calcul fort commode pour exprimer les résultats obtenus en biologie.

Les potentiels d'oxydoréduction permettent de connaître l'énergie libre des systèmes tels que :

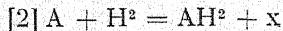


où il y a transport d'hydrogène d'une molécule D qui est le « donneur » à une molécule A qui est « l'accepteur ». D s'oxyde, A est réduit. Les recherches des auteurs cités plus haut ont permis d'établir une classification des systèmes tels que :



Col désignant un colorant susceptible de jouer le rôle d'accepteur d'hydrogène A dont la forme réduite  $\text{ColH}^2$  est incolore ou autrement colorée que la forme oxydée. Les colorants sont classés par la valeur de l'énergie libre x. x est proportionnel au « potentiel » que le système exerce sur une électrode de platine polie.

La gamme de colorants, c'est-à-dire d'accepteurs A, une fois repérée permettra d'étudier des systèmes tels que  $\text{DH}^2$ . C'est ainsi que le glucose et les autres hexoses fermentescibles [E. AUBEL, L. GENEVOIS, R. WURMSER (1926), WURMSER et ses collaborateurs, (1927-1930)], l'aldéhyde acétique (Cl. FROMAGEOT), l'acide lactique (WURMSER, MAYER-REICH, 1933) l'acide succinique (QUASTEL) ont été étudiés. Pour que la réaction [1] ait lieu, il faut que l'énergie libre du système



soit plus grande que l'affinité de  $\text{H}^2$  pour D.

Pour que [1] ait lieu il faut choisir A de telle façon que x soit supérieur à  $x_0$ .

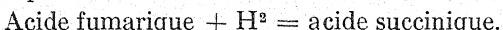
$x_0$  représentant un minimum d'énergie libre nécessaire pour que la réaction ait lieu.

Si nous ne sommes plus en milieu minéral, nous n'avons plus aucune certitude sur D : la cellule vivante se combine aux molécules en solution, et, c'est le complexe cellule vivante + molécules organiques qui représente D.

Il nous faut donc pour chaque cellule vivante et pour chaque molécule-aliment, soit pour chaque molécule susceptible de former un complexe avec la cellule, ou d'être activée par la cellule, connaître

l'énergie libre minima  $x_0$ , permettant à la réaction [1] de se produire ou, ce qui revient au même, connaître le potentiel d'oxydoréduction du système [1].

Un certain nombre de bactéries anaérobies ont été ainsi étudiées, depuis le travail de pionnier de GILLESPIE (1920) ; J. H. QUASTEL, par sa méthode des « resting bacteria » a étudié surtout avec le *B. coli* divers systèmes chimiques dont le plus remarquable est l'équilibre :



A ma connaissance, aucune bactérie acétique, cétoprénique, ou acétogène n'a été étudiée au point de vue des potentiels d'oxydoréduction ; d'autre part, les mono et polyalcools ont été très peu étudiés comme donateurs : ces corps, relativement stables, ne réagissent pas en milieu minéral, et souvent assez mal en présence des cellules vivantes. Il était important d'utiliser le pouvoir remarquable d'activation de la fonction alcool de *B. xylinum* pour connaître les propriétés de ces corps.

WIELAND en 1913, WIELAND et BERTHO en 1928, REID en 1931, ont fait réduire du bleu de méthylène par des bactéries acétiques ; ils ont comparé la vitesse de ce phénomène d'oxydoréduction à la vitesse d'oxydation par l'oxygène atmosphérique : l'oxydoréduction marche 10 à 100 fois plus lentement que l'oxydation directe. Cette proportion se retrouve avec *B. xylinum*. Aucun auteur n'a utilisé une gamme de colorants : la vitesse avec laquelle les colorants sont réduits a peu d'importance, en fonction de cette notion, que certains colorants ne seront jamais réduits, parce que libérant une quantité d'énergie trop faible dans leur réduction. L'étude d'une gamme de colorants a permis de déterminer le potentiel limite atteint par la suspension de bactéries en anaérobiose.

Aucun auteur n'a essayé de faire croître en anaérobiose des bactéries acétiques aux dépens de la réaction d'oxydoréduction. L'expérience méritait d'être tentée, car elle donne un résultat nettement positif : *B. xylinum* forme sa zooglèle de cellulose en anaérobiose absolue dans le vide, à condition que le milieu contienne une quantité suffisante et pas trop grande, d'un colorant de potentiel d'oxydoréduction convenable. Ainsi une bactérie aérobie peut croître en anaérobiose ; ainsi des réactions productrices d'énergie très différentes peuvent permettre la croissance.

## § 2. — Action des colorants en aérobiose.

a) sur la croissance.

Nous avons étudié l'action de quelques colorants vitaux : vert janus, phénosafranine, bleu de méthylène, bleu de crésyl, thionine, à différentes concentrations sur la croissance de *B. xylinum* en aérobiose. Les milieux utilisés étaient, soit de l'autolysat de levure habituel, soit le milieu indiqué par TARR et HIBBERT (1930) et composé de 0,50 % d'alcool éthylique, 1% d'asparagine, 0,5 % KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 0,1 % Na Cl. L'un ou l'autre de ces milieux était additionné de 4 % de glucose, de glycérol ou d'alcool, et réparti dans des tubes à essais à raison de 10 cm<sup>3</sup> par tube.

Les colorants ont été ajoutés après stérilisation à l'autooclave à 118° pendant 20 minutes.

Il n'y a pas de différence sensible dans l'action des colorants vitaux sur le milieu à base de levure et sur le milieu parfaitement synthétique. Nous n'avons pas constaté non plus de différence essentielle, entre l'action des divers colorants sur les trois principaux types d'oxydation par *B. xylinum* : passage de l'aldose au polyalcool-acide, du polyalcool au cétose, de l'alcool à l'acide. La thionine seule semble favoriser de préférence les cultures sur alcool.

Les concentrations employées s'échelonnent de 1/2 × 10<sup>6</sup>, à 1/2 × 10<sup>8</sup> et les quantités de semence, rigoureusement identiques, sont 0, cc 01 d'une dilution de 1 cc d'une culture de 5 à 6 jours de *B. xylinum* dans 10 cc d'eau distillée.

Dans le cas de la thionine et du bleu de crésyl, dès le lendemain de l'ensemencement, les tubes contenant de 40 à 400 mgr de colorant par litre, renferment déjà une jolie zooglée, alors que les témoins ne possèdent pas le moindre flocon, et ils gardent tous leur avance pendant 5 jours. Après ce laps de temps, seuls les tubes contenant 80 à 240 mgr de thionine et de vert janus par litre et 100 mgr de bleu de crésyl sont supérieurs aux témoins ; ils le restent pendant 10 jours, puis ils sont rattrapés par les témoins. D'autre part, les doses supérieures à 500 mgr sont toxiques, et 700 mgr empêchent complètement la croissance. Nous croyons pouvoir conclure de cet ensemble de faits à l'action favorisante du vert janus, du bleu de crésyl, et de la thionine. Elle est surtout marquée pour ces deux derniers colorants, et n'est que de faible durée à cause de l'insuffisance

de colorant dont les doses plus élevées sont toxiques et qu'il faudrait pouvoir renouveler au cours de la croissance, mais ceci est très délicat à cause de la sensibilité de *Bacterium xylinum* qui s'infecte très facilement.

Il nous semble possible de rapprocher ce phénomène de l'augmentation catalytique de la respiration par des colorants vitaux étudiée par L. GENEVOIS (1928) et de la stimulation de la croissance du riz par ces mêmes colorants découverte par A. RADOËFF (1932).

b) sur la respiration.

On savait depuis les travaux de PALLADINE (1911) que le bleu de méthylène augmente l'intensité respiratoire des cellules végétales ; GENEVOIS a généralisé l'action des colorants vitaux sur la respiration (1928). Tous les colorants basiques possédant un potentiel d'oxydo-réduction tel qu'ils soient susceptibles d'être réduits par le lévulose sont capables d'augmenter catalytiquement la respiration des algues vertes unicellulaires du groupe des chlorelles, dans des proportions considérables (300 à 500 %), les colorants non réductibles par les hexoses, à potentiel d'oxydo-réduction très bas ont une action non négligeable mais faible. Les colorants acides qui ne pénètrent pas dans les cellules, n'ont aucune action sur la respiration, ce qui montre que la respiration n'est pas localisée sur la membrane cellulaire.

Toutes ces conclusions sont rapidement devenues classiques et confirmées en particulier par ALBACH et BECKER. Marc CHAPEAU a retrouvé un phénomène analogue en travaillant sur les hématies de Siponcle (1928, 1930) et sur les tissus d'Huître (1932) : les colorants de potentiel élevé déterminent pendant quelques heures une augmentation notable de la respiration cellulaire mais qui va en diminuant avec le temps, les colorants de faible potentiel d'oxydo-réduction n'ont aucune action, non plus que les colorants acides.

Les colorants vitaux ont une très faible action sur la respiration de *B. xylinum*, l'action la plus prononcée est celle du bleu de méthylène. Le bleu de méthylène n'a pas une action constante sur la respiration de *B. xylinum*. Deux cas se présentent : ou le bleu de méthylène a une action stimulante ou il n'en a pas. Nous avons été embarrassés pour distinguer les deux cas, étroitement mêlés. Nous avons cru d'abord à l'action stimulante sur les « vieilles » zooglées

mais ce résultat n'était pas constant ; il nous semble cependant bien établi que le bleu de méthylène favorise la respiration des zooglées « fatiguées ». Nous avons vu des zooglées dont la consommation d'oxygène avait beaucoup baissé, remonter aux chiffres élevés du début de l'expérience, par addition de bleu de méthylène. Ainsi sur le maltose, le lactose. De même des zooglées qui respiraient mal ont vu s'augmenter leur consommation d'oxygène : arabinose, xylose, saccharose, galactose... Sur les alcools, l'action est généralement nulle ou presque.

§ 3. — Mesure du potentiel limite d'oxydo-réduction  
de *B. xylinum* en anaérobiose.

La mesure du potentiel d'oxydo-réduction de *B. xylinum*. a été effectuée à pH 7, par la méthode des indicateurs colorés. Nous avons déterminé le potentiel limite, qui est défini par le colorant le plus négatif susceptible d'être réduit au bout d'un temps pratiquement infini.

Nous avons opéré dans des tubes de Thunberg, dans lesquels nous introduisions un quart de zoogée fraîche, soit environ 50 mg de zoogée sèche, 3 cc<sup>3</sup> de solution (à 4 %) et quelques gouttes de l'indicateur à étudier. Dans chaque tube, nous faisions le vide pendant 10 à 15 minutes, puis les tubes bien fermés, étaient déposés à l'étuve à 25° ou agités dans le thermostat (à 25° également). Nous avons employé des solutions tamponnées au citrate et au phosphate, mais après avoir constaté que les tampons influaient sur les résultats, (ils étaient plus ou moins activés par la bactérie) nous avons purement et simplement supprimé le tampon et employé de l'eau ordinaire.

La substance activante dissoute à raison de 4 % était du glucose, du glycérol ou de l'alcool éthylique. Les lectures ont été faites après 18 heures. La concentration en colorant était 100 mgr par litre.

Le rouge neutre n'est pas décoloré, ce qui est dans la norme, puisqu'à pH 7,2 il n'est décoloré qu'à un potentiel de l'ordre de — 0, v 500, soit vers rH<sup>2</sup>= — 3 qui ne se rencontre pas dans les organismes.

Le vert janus vire au violet, au rouge, puis au jaune.

La phénosafranine n'est pas décolorée.

Le violet de crésyl est assez lentement décoloré.

Le bleu de Nil, les sulfonates d'indigo, le bleu de méthylène, le bleu de crésyl, le violet de Lauth ou thionine, sont facilement décolorés.

Or, à pH 7, le potentiel d'oxydo-réduction du violet de crésyl est de — 167 millivolts et celui du bleu de Nil — 142 millivolts, il faut donc que le potentiel du colorant soit supérieur à — 150 millivolts. De plus les  $rH^2$  correspondant au bleu de Nil et au violet de crésyl étant respectivement 9,2 et 8,3, nous pouvons considérer le  $rH^2$  de *B. xylinum* comme voisin de 8.

#### *Semi-anaérobiose.*

D'après COHEN, CHAMBERS et REZNIKOFF (1928) certaines amibes ont la propriété de réduire en aérobiose tous les indicateurs réversibles dont  $rH^2$  est compris entre 13 et 18 cependant qu'en anaérobiose elles atteignent un  $rH^2$  inférieur à 7,6.

Nous avons de même pu constater que le potentiel d'oxydo-réduction de *B. xylinum* descend plus bas en anaérobiose qu'en semi-anaérobiose.

Cette semi-anaérobiose était réalisée de la façon suivante : nous introduisions un hachis de zooglée (correspondant à 50 mg de zooglée sèche) dans de gros tubes à essai d'environ 20 cm de haut et d'une capacité voisine de 60 cc<sup>3</sup>; nous ajoutions 30 cc<sup>3</sup> de solution (eau ordinaire ou autolysat de levure à 4 % de substance activante et, après stérilisation, la quantité de colorant nécessaire pour amener la concentration en colorant à 200 mgr. pour 1.000 cc<sup>3</sup>.

Dans ces conditions, et quelle que soit la substance active, le potentiel limite est voisin de — 125 millivolts.

#### § 4. — Vitesse d'oxydo-réduction.

Nous avons étudié la vitesse de réduction de la thionine, du bleu de crésyl, du bleu de méthylène, de l'indigo disulfonate de potassium pour toute une série de substances.

D'une manière générale les substances activées sont celles qui

permettent la croissance de *B. xylinum*, les mêmes qui sont favorables à la respiration et que nous avons classées dans les « aliments ». Ainsi ni le glycol ni ses dérivés, sauf l'acétate d'éthyl-glycol, ne sont activés par *B. xylinum*.

Nous avons remarqué d'autre part que l'eau citratée ou phosphatée additionnée de thionine est décolorée par *B. xylinum*, il semble bien que le citrate et surtout le phosphate soient activés par cette bactérie. L'autolysat de levure seul est décoloré plus vite que la plupart des solutions d'autolysat additionnées d'un aliment hydro-carboné, cependant que l'eau ordinaire ne l'est pas du tout.

En conséquence nous avons étudié la décoloration des substances dissoutes dans l'eau ordinaire, et nous avons trouvé entre elles des différences bien plus marquées qu'avec l'autolysat de levure comme substrat.

La vitesse de décoloration n'est proportionnelle ni à la concentration de la solution, ni à la quantité de zooglée ; de plus, cependant qu'un lavage très prolongé diminue la consommation d'oxygène, il n'a presque aucune influence sur la vitesse d'oxydo-réduction.

a) *en anaérobie*. — Pour les corps « activés » les vitesses de décoloration sont peu différentes en anaérobiose. Ainsi le glycérol, le glucose, le saccharose ont des vitesses de décoloration très voisines, toutes les courbes de vitesse sont superposables.

#### DÉCOLORATION D'UNE SOLUTION DE GLUCOSE à 4/100

#### ADDITIONNÉE DE THIONINE,

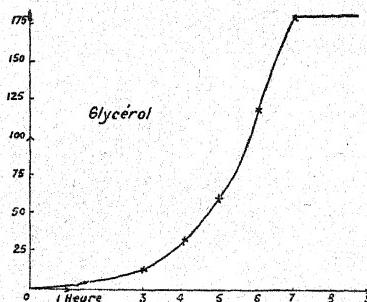
(vide fait au préalable à la pompe à huile)

Concentration de la solution de thionine			
	4 mg. par litre	décolorés en	3 heures
12	—	—	4 —
20	—	—	5 —
40	—	—	7 —
60	—	—	9 —

Soit :

0,012 mg. décolorés en 3 heures par 50 mg. de zooglée (exprimée en poids sec)

0,036	—	4	—	—
0,060	—	5	—	—
0,120	—	7	—	—
0,180	—	9	—	—



Courbe exprimant la décoloration de la thionine en fonction du temps.

b) *en semi-anaérobiose*. — En semi-anaérobiose, les vitesses de décoloration sont bien plus différentes qu'en aérobiose.

La surface de séparation de la partie décolorée est très nette pour les polyalcools, le saccharose, les alcools ; de plus la décoloration est parfaite, pour tous ces corps, les tubes sont violets et blancs. Tous les oses, sauf le saccharose, présentent une surface ambiguë de décoloration, laquelle passe du violet au jaune par le mauve, le bleu et le vert.

Tableau 18.

VITESSES DE RÉDUCTION D'UNE SUSPENSION DE *B. XYLINUM*  
DANS L'EAU ORDINAIRE ADDITIONNÉE DE DIVERS ALIMENTS  
en semi-anaérobiose.

MM. DE THIONINE À 200 MG PAR LITRE DÉCOLORÉS APRÈS	18 HEURES	24 HEURES	48 HEURES
Glycérol .. .	16	18	100
Mannitol .. .	13	13	100
Sorbitol.. .	20	22	50
Dulcitol.....	0	0	0
Glucose.....	18	20	55
Mannose .. .	20	25	55
Lévulose.....	22	25	55
Saccharose .. .	0	0	18
Maltose.....	12	12	16
Arabinose .. .	30	85	90
Alcool méthylique .. .	0	0	5
Alcool éthylique .. .	0	0	16

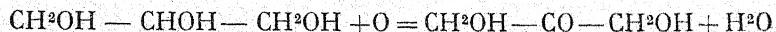
§ 5. — Croissance anaérobiose de *B. Xylinum*  
Milieux permettant la croissance.

« Si, disent Hugo HAEHN et Margot ENGEL, on prive *B. xylinum* d'air en remplissant le flacon jusqu'en haut, il ne pousse pas » (1929). Aucun auteur n'a signalé la croissance de *B. xylinum* en anaérobiose, même aucune autre tentative n'a été tentée. NEUBERG et WINDISCH (1925) l'utilisent en anaérobiose mais simplement comme réactif chimique, et, si la bactérie ne « pousse » pas sans air, elle ne meurt pas non plus immédiatement par privation d'oxygène.

Cependant la présence d'air ou plus exactement d'oxygène est-elle indispensable ? Soit la transformation par la bactérie de glycérine en dioxyacétone :



c'est bien une oxydation, mais une oxydation par déshydrogénéation, où l'oxygène joue le rôle d'accepteur d'hydrogène :



Si l'oxygène sert uniquement à maintenir le potentiel d'oxydo-réducteur à un niveau constant, il doit être possible de le remplacer par un autre accepteur d'hydrogène, par exemple par les divers colorants vitaux.

Pour vérifier l'exactitude de cette hypothèse, nous avons fait plusieurs séries d'expériences en additionnant de colorants des tubes d'autolysat de levure glycérolés. Nous avons employé les quantités de colorants que nous avions reconnu favorisantes ou au moins non toxiques en aérobiose. Comme d'habitude les colorants furent introduits après stérilisation des milieux, et tous les tubes ensemencés dans des conditions identiques par quelques gouttes d'une dissolution au 1/100 d'une culture jeune. Le vide a été fait dans chaque tube pendant plus de 15 minutes et nous les avons fermés sous le vide. Nous pouvons donc admettre qu'ils étaient aussi exempts d'air que possible.

Les témoins à l'air ont tous bien poussé, les témoins dans le vide (c'est-à-dire les tubes ne contenant pas d'accepteur d'hydrogène) n'ont pas donné lieu à la moindre croissance, sauf un qui a poussé un tout petit peu, mais le flocon était vraiment minuscule et dû sans doute aux traces d'oxygène demeurées dans le liquide.

Les tubes additionnés de colorants ont tous poussé. Pendant les six premiers jours ils se sont développés normalement, puis, les colorants entièrement utilisés, ils ont cessé toute croissance.

Les tubes à la thionine se sont tous mieux développés que les tubes correspondants au bleu de crésyl et tous ont montré un maximum très net pour la concentration de 200 mg par litre. Pour cette concentration les volumes des zooglées à la thionine ont été pendant les six premiers jours bien plus forts que celui des zooglées à l'air (sans colorant) c'est la répétition du phénomène déjà noté en aérobiose et qui s'explique encore mieux ici : une fois tout le colorant utilisé la zooglée ne pousse plus.

La même expérience a été faite en employant au lieu d'autolysat de levure, le milieu de TARR et H. HIBBERT, ou l'eau ordinaire additionnée d'aliment. Mais cette fois au lieu d'ensemencer de la manière habituelle par quelques gouttes d'une dilution d'une culture jeune, nous avons introduit dans chaque tube un hachis de 50 mg (1) de zooglée bien lavée. Toutes les autres conditions de l'expérience étaient les mêmes. Dès le lendemain les tubes étaient pâlis et, après deux ou trois jours, ils étaient non seulement complètement décolorés, mais parfaitement solides ; la zooglée a très bien poussé dans les tubes contenant de 200 à 400 mg par litre, cependant que dans les témoins les morceaux de zooglée restent toujours isolés les unes des autres même après 3 mois à 25°.

Après ce laps de temps, nous avons sacrifié trois des tubes parmi ceux qui ne contenaient qu'une petite zooglée : nous avons brisé la pointe sous l'eau, aussitôt l'eau a rempli le tube et la solution a repris quantitativement sa couleur initiale, mauve foncé pour la thionine, bleu pour le bleu de crésyl, ce qui prouve que le colorant a bien été utilisé pour la croissance de la bactérie. Nous croyons pouvoir conclure de cette expérience la possibilité de faire pousser *B. xylinum* en anaérobiose, en lui fournissant un accepteur approprié d'hydrogène, sur le glycérol ou sur un quelconque polyalcool oxydable en aérobiose. Les plus belles zooglées que nous ayons obtenues mesuraient 1 à 2 cm<sup>2</sup> et pesaient sèches 1 à 5 mg. Si l'on pouvait ajouter du colorant au cours de l'expérience on pourrait sans doute obtenir une croissance qui dure plus de 10 jours.

(1) Poids sec.

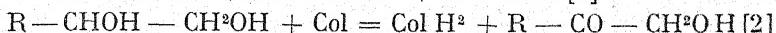
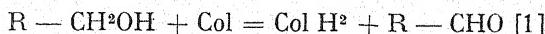
et des zooglées qui rempliraient tous les tubes comme en aérobiose.

Nous avons essayé de cultiver dans les mêmes conditions *B. xylinum* sur l'alcool éthylique et sur le glucose.

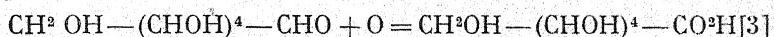
Nos expériences sur l'alcool éthylique ont été pleinement couronnées de succès et les résultats identiques à ceux que nous avions déjà obtenus sur le glycérol, mais, nous n'avons jamais réussi à faire pousser la bactérie en anaérobiose sur le glucose.

Le fait remarquable qui se dégage de ces expériences est le suivant :

Toutes les fois que la bactérie se trouve sur un substrat auquel elle se contente de soustraire de l'hydrogène, elle croît en anaérobiose aux dépens d'une réaction de réduction :



Lorsque la bactérie se trouve sur un substrat qu'elle oxyde par fixation d'oxygène, comme les aldoses transformées en acide correspondant :



la croissance anaérobiose en présence de colorants se révèle impossible. Même si l'on ensemente en masse, en introduisant des fragments de zooglée, la croissance est nulle.

WURMSER (1923) soutient que l'oxygène ne peut être remplacé par des colorants en anaérobiose quand : « l'oxygène participe à des réactions liées aux synthèses ». Le cas de *B. xylinum* rentre sans doute dans la catégorie des réactions indiquées par WURMSER.

La célèbre expérience de WIELAND relative à la préparation d'acide acétique par action de *B. aceti* Hansen sur l'alcool éthylique en anaérobiose est différente de notre expérience puisque WIELAND utilisait des bactéries séchées. C'était donc dans ce cas plutôt une action chimique, cependant que notre travail est relatif à un *développement*.

KLUYVER (1931) dit que, dans toutes les oxydations d'*Aacetobacter suboxydans*, bactérie très voisine de *B. xylinum*, l'oxygène peut être remplacé par d'autres accepteurs d'hydrogène tels que le bleu de méthylène. Nous croyons qu'il s'agit d'expériences chimiques analogues à celles de WIELAND, ce qui a permis à KLUYVER de réaliser l'oxydation du glucose en acide gluconique en anaéro-

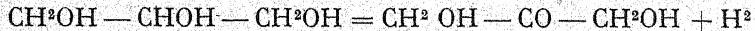
biose, fait que nous avons vu impossible à réaliser par la croissance de *B. xylinum* en anaérobiose, conformément à la théorie de WURMSER.

### § 6. — Signification des résultats.

Il importe de rechercher ce que signifie :

- 1° — La valeur du potentiel d'oxydo-réduction trouvé.
- 2° — La croissance bactérienne en anaérobiose.
- 1° — Le potentiel d'oxydoréduction trouvé, coïncide au degré près d'approximation des expériences, avec :
  - a) le potentiel limite du glucose en anaérobiose (R. WURMSER).
  - b) le potentiel d'équilibre acide pyruvique-acide lactique.
  - c) le potentiel limite de la plupart des cellules végétales en anaérobiose.

Pour donner une interprétation précise du phénomène, il faudrait connaître l'énergie libre des réactions telles que :



Cette énergie libre n'a pas été mesurée ; on connaît seulement, d'après les tables thermochimiques la différence des chaleurs de combustion des deux systèmes : glycérol (397 calories) et dioxyacétone + hydrogène ( $343 + 69 = 412$  calories) soit 15 calories. Or le  $r\text{H}^2$  trouvé, de 8 environ, correspond à une énergie libre de 11,6 calories.

La concordance ne peut être bonne, puisqu'il y a généralement une notable différence entre énergie libre et chaleur de réaction ; ainsi dans l'oxydation de la fonction secondaire de l'acide lactique en fonction cétone (acide pyruvique), la chaleur de réaction est de 20 calories, l'énergie libre est de 11,6 calories, pratiquement égale à l'énergie libre du passage de la fonction alcool secondaire du glycérol à la fonction cétone correspondante, d'après les mesures de  $r\text{H}^2$  faites avec *B. xylinum*.

Le potentiel d'oxydoréduction de *B. xylinum* sur un alcool secondaire représenterait donc le potentiel du passage de la fonction alcool secondaire à la fonction cétone. Cette hypothèse pourrait être vérifiée en mesurant le potentiel d'oxydation de diverses bactéries, ou préparations oxydantes cétogènes sur le glycérol.

2<sup>o</sup> — Le fait étant établi, la seule question qui se pose est celle-ci : la réduction des colorants de  $rH^2 > 8$  est-elle une forme de la respiration ou un phénomène indépendant ?

Cette question se ramène expérimentalement à la suivante : consommation d'oxygène et réduction sont-ils des phénomènes du même ordre de grandeur ?

Les deux phénomènes peuvent-ils être séparés ?

L'expérience montre que la vitesse de consommation d'oxygène est cinquante fois plus grande que la vitesse de réduction. Voici quelques chiffres : l'oxygène est exprimé en  $mm^3$  pour 25 mg. de zooglée sèche par heure ; le colorant réduit, mesuré d'après la méthode des tubes de THUNBERG est exprimé également en  $mm^3$

CORPS ÉTUDIÉS	O <sup>2</sup> CONSOMMÉ	THIONINE RÉDUITE EN ANAÉROBIOSE
Glycérol .....	40	0,7
Erythritol .....	21	0,4
Mannitol.....	25	0,4
Alcool éthylique .....	29	0,6
— propylique .....	19	0,6
Milieu minéral .....	10	0,2

pour 25 mg. de zooglée sèche par heure, une molécule de colorant correspondant à  $2,24 \times 10^7 mm^3$ . Le pH dans tous les cas est égal à 7.

Les deux phénomènes peuvent d'autre part être séparés dans les cas suivants :

a) comme nous verrons chapitre VII, KCN à la concentration N/100 augmente 5 à 10 fois la vitesse de consommation d'oxygène effet inverse de l'effet habituel de ce corps. Il ne modifie pas sensiblement la vitesse de réduction (KCN N/10 la réduit de moitié).

b) les zooglées longuement lavées dans un courant d'eau perdent plus des 3/4 de leur intensité respiratoire ; elles réduisent toujours avec la même vitesse.

c) Les esters de l'acide bromacétique tuent les zooglées : la

croissance est empêchée à la concentration N/10.000, la respiration à N/1.000, la réduction seulement à N/100. (Chapitre VI).

Malgré l'indépendance des deux phénomènes la bactérie peut donc vivre et croître en anaérobiose. La croissance peut se produire aux dépens de réactions productrices d'énergies très diverses, aérobie ou anaérobies.

---

## CHAPITRE VI

### ACTIONS DE QUELQUES INHIBITEURS SUR LA CROISSANCE, LA RESPIRATION ET LE POUVOIR OXYDORÉDUCTEUR *DE BACTERIUM XYLINUM*

---

- § 1. Introduction.
- § 2. Action sur la croissance,
- § 3. Action sur la respiration.
- § 4. Action sur le pouvoir oxydoréducteur.

#### § 1. — Introduction.

L. GENEVOIS et ses collaborateurs P. CAYROL, H. QUÉRÉ, T. NICOLAIEFF et A. RADOËFF, ont découvert une action toxique considérable des esters de l'acide bromacétique sur les microorganismes ; les esters chloracétiques sont dix fois moins actifs. Les isosulfocyanates d'allyle et de phényle ont la même action, surtout sur les bactéries acétiques (H. QUÉRÉ. *Bacterium pasteurianum* Bx.) Ces corps ont ceci d'intéressant qu'ils constituent des antiseptiques inoffensifs pour l'homme et les mammifères, que ce soit par ingestion ou par injection (L. GENEVOIS, J. BRISOU, H. QUÉRÉ). Nous avons pu étendre ces résultats à *B. xylinum* : la croissance de cette bactérie cétoprégée est arrêtée par des concentrations très faibles, de l'ordre de N/10.000 de bromacétate, quel que soit le poids moléculaire de l'alcool estérifiant l'acide bromacétique : cette action est semblable à celle observée sur les bactéries acétiques par H. QUÉRÉ. Il y a donc ici une action pharmacologique remarquablement générale.

L'inhibition de la respiration a de même été étudiée d'une

manière générale par L. GENEVOIS et ses collaborateurs. H. QUÉRÉ travaillant comme nous-même sur une bactérie acétique (*B. Bx*) a trouvé que l'inhibition de la croissance est déjà complète lorsque l'inhibition de la respiration n'est encore qu'à peine sensible ou qu'elle est pratiquement nulle.

C'est J. H. QUASTEL et WOOLDRIDGE (1927) qui ont les premiers étudié l'inhibition du pouvoir oxydoréducteur des bactéries. QUASTEL et ses collaborateurs ont surtout travaillé avec *B. coli* et *B. alcaligenes* et ont trouvé que les divers inhibiteurs ont des actions différentes sur une même réaction. C'est de ces résultats que QUASTEL a déduit sa théorie de « l'activation ».

### § 2. — Action sur la croissance.

Les cultures ont toutes été effectuées sur un autolysat de levure à 5 g. °/oo d'extrait sec et le glycérol à 4 %, était la source de carbone.

Nous avons étudié l'action de l'acide bromacétique, des bromacétates de benzyle et d'éthylglycol, des chloracétates de benzyle et d'éthylglycol, des isosulfocyanates d'allyle et de phényle, de l'iодacétone et du cyanure de potassium.

Les résultats obtenus avec les neuf premières substances sont indiqués dans le tableau ci-dessous. Dans toutes nos expériences nous avons conservé plusieurs témoins sans inhibiteur. Nous avons examiné avec un soin tout particulier, l'action du cyanure de potassium sur la croissance de *B. xylinum* en raison de son influence extraordinaire sur la respiration de cette bactérie, influence que nous verrons plus loin au chapitre VII.

#### CONCENTRATIONS LIMITES EMPÉCHANT LA CROISSANCE DE *BACTERIUM XYLINUM* :

Acide bromacétique .....	N / 4.000
Bromacétate de benzyle .....	N / 10.000
Bromacétate d'éthylglycol .....	N / 10.000
Chloracétate de benzyle .....	N / 500
Chloracétate d'éthylglycol .....	N / 500
Isosulfocyanate d'allyle .....	N / 2.000
Isosulfocyanate de phényle .....	N / 10.000
Iodacétone .....	N / 10.000

Les bromacétates et l'isosulfocyanate de phényle ainsi que l'iodacétone sont les plus actifs. *B. xylinum* résiste bien à l'acide

bromacétique, encore mieux à l'isosulfocyanate d'allyle et surtout aux chloracétates.

### § 3. — Sur la respiration.

#### a) Action de l'acide bromacétique à la concentration N/100.

L'acide bromacétique même à une concentration élevée, n'a aucune action sur la respiration de *B. xylinum*. La concentration maximum employée, N/100, modifie déjà sensiblement le pH qu'elle fait passer de 6,5 à 5 environ. Une concentration plus élevée en acide bromacétique ne pourrait donner d'indication sur la valeur inhibitrice de ce composé, car elle modifierait trop le pH. L'expérience a duré une heure après l'addition d'acide bromacétique.

Tableau 19.

#### ACTION DE L'ACIDE BROMACÉTIQUE A LA CONCENTRATION N/100

Concentration en aliment : 4 %. 100 Io<sup>2</sup> à T = 25°

Tampon acide citrique et soude.

Age des zoogées : 13 jours

pH	DATES DES EXPÉRIENCES			
	9/12/32		12/12/32	
ALIMENT	6,2	6,5	6,2	6,5
	Avant	Après 1 h.	Avant	Après 1 h.
Témoin .....	52,4	52,4	48,4	48,4
Alcool méthylique.....	74,2	72,4	57,6	57,6
— éthylique .....	232,8	232,8	159,6	159,6
— propylique .....	144	144	72,6	72,6
— butylique .....	26,4	26,4	22,4	22,4
— amylique .....	22,8	22,8	12,8	12,8

#### b) Action de bromacétates d'éthylglycol et de benzyl.

Les bromacétates d'éthylglycol et de benzyl à la concentration N/10<sup>4</sup> n'ont absolument aucune action sur la respiration de *B. xylinum*. Tant sur le témoin que sur le glucose, le glycérol ou les différents alcools, la consommation d'oxygène n'est en rien modifiée par l'addition des deux bromacétates à la concentration N/10<sup>4</sup>, même après deux heures d'action. Cependant une concentration plus élevée

est néfaste à la bactérie : la concentration N/10<sup>3</sup> est suffisante pour arrêter aussitôt et complètement la respiration de *B. xylinum*, aussi bien sur milieu sans aliment que sur milieu glycérolé.

c) *Action des chloracétates d'éthylglycol et de benzyl.*

Les chloracétates ont une action encore plus faible que les bromacétates et il faut atteindre la concentration N/40 pour obtenir l'inhibition de la respiration de *B. xylinum*, inhibition qui n'est même complète qu'après une heure d'action.

Les résultats sont les mêmes sur milieu sans aliment et sur milieu glycérolé.

d) *Action de l'iodacétone et de l'aldéhyde isovalérianique.*

L'iodacétone à la concentration N/2.000 et l'aldéhyde isovalérianique à la concentration N/100, inhibent complètement la respiration de *B. xylinum* quel que soit le milieu.

c) *Action des isosulfocyanates d'allyle et de phényle.*

Les isosulfocyanates d'allyle et de phényle ont des actions très différentes sur la consommation d'oxygène de *B. xylinum*. A N/1.000 et à N/2.000 l'isosulfocyanate de phényle inhibe à peu près complètement la respiration ; cependant qu'à N/400, l'isosulfocyanate d'allyle la diminue seulement et qu'il faut aller jusqu'à N/250 pour obtenir une inhibition complète.

Les résultats sont les mêmes sur milieu sans aliment et sur milieu glycérolé.

Les inhibiteurs sont d'une manière générale bien plus actifs sur la croissance que sur la respiration. (tableau 21).

Ainsi l'acide bromacétique qui n'a aucune action à N/10<sup>2</sup> sur la respiration, empêche la croissance déjà à la concentration N/4 x 10<sup>3</sup>.

De même les bromacétates d'éthyl-glycol et de benzyl qui n'inhibent la respiration qu'à N/10<sup>3</sup> arrêtent la croissance à N/10<sup>4</sup>.

Les chloracétates doivent être employés à N/40 pour inhiber la respiration, la croissance ne peut se poursuivre en présence de N/500.

Nous avons vu que les isosulfocyanates de phényle et d'allyle se comportaient différemment sur la respiration, celui-ci étant moins actif que celui-là, le même phénomène se produit sur la croissance puisque l'isosulfocyanate de phényle empêche la croissance à N/10<sup>4</sup>

alors qu'il faut employer le dérivé allylé à la concentration  $N/2 \times 10^3$  pour aboutir au même résultat.

L'iodacétone arrête la respiration à  $N/2 \times 10^3$  et la croissance à  $N/10^3$ .

Tableau 20.

## ACTION DE DIFFÉRENTS INHIBITEURS

Concentration en aliment : 4 %  
Tampon acide citrique et soude.  
pH 6,5  
Age des zooglées : 15 jours.

INHIBITEURS	DATES DES EXPÉRIENCES			
	29/3/33		30/3/33	
	SANS ALIMENT	GLYCÉROL	Avant	Après
	Avant	Après	Avant	Après
A. Br. Benzyle.		15'		15'
N/1.000.....	40	0	184	0
A. Br. éthylglycol.		15'		15'
N/1.000.....	40	0	172	0
A. Br. Benzyle.		2 h.		2 h.
N/10.000.....	44	44	180	180
A. Br. éthylglycol.		2 h.		2 h.
N/10.000 .....	43	43	174	174
A. Cl. Benzyle.		1 h.		1 h.
N/40 .....	40	0	179	0
A. Cl. éthylglycol.		1 h.		1 h.
N/40 .....	40	0	172	0
Iodacétone.		15'		15'
N/2.000.....	44,8	0	182	0
Aldéhyde isovalérianique.		15'		15'
N/1.000.....	44,	0	180	0

#### § 4. — Inhibition du pouvoir oxydo-réducteur de *Bacterium xylinum*.

L'acide bromacétique à  $N/100$  empêche la réduction de la thionine, il retarde déjà à  $N/1.000$ , mais n'a presque aucune action à  $N/10.000$ .

Le bromacétate de benzyle n'a pas d'action à  $N/5.000$  et très peu à  $N/500$ , mais à  $N/100$  il inhibe presque complètement la

réaction. De même le bromacétate d'éthyl-glycol n'est actif ni à N/10.000, ni à N/1.000, et son pouvoir inhibiteur est un peu plus faible pour N/100 que celui du bromacétate de benzyle.

Les chloracétates sont encore moins puissants : le chloracétate de benzyl à N/400 n'a aucune action, il retarde nettement à N/40, mais il faut employer la concentration de N/4 pour obtenir une inhibition parfaite. Pour cette même concentration le chloracétate d'éthyl-glycol n'a qu'une action retardatrice.

L'isosulfocyanate d'allyle à N/1.000 retarde très notablement la réduction, mais l'isosulfocyanate de phényle est plus actif, puisque à N/10.000 il l'empêche complètement.

L'iodacétone à N/1.000 est un inhibiteur partiel, à N/100 il ne permet plus aucune réduction.

En somme les inhibiteurs sont d'une manière générale, plus actifs sur la croissance que sur le pouvoir oxydo-réducteur et plus sur celui-ci que sur la respiration, comme l'indique le tableau ci-dessous.

Nous avons voulu voir si les inhibiteurs ont des actions différentes sur les divers colorants et sur les différents aliments. Nous avons trouvé pour la thionine, le bleu de méthylène, le bleu de créosol et le potassium indigo disulfonate des résultats identiques. De même l'inhibition du pouvoir-réducteur sur glycérol, sur glucose, sur saccharose et sur alcool éthylique a donné exactement les mêmes résultats.

Tableau 21.

ACTION COMPARÉE DE DIVERS INHIBITEURS  
sur la croissance, la respiration, le pouvoir d'oxydo-réduction.

Acide bromacétique .....	N/4.000	aucune action même pour N/10 <sup>3</sup>	N/100
Bromacétate de benzyle .....	N/10.000	N/1.000	N/100
Bromacétate d'éthyl-glycol .....	N/10.000	N/1.000	N/100
Chloracétate de benzyle .....	N/500	N/40	N/400
Chloracétate d'éthyl-glycol.....	N/500	N/40	N/40
Isosulfocyanate d'allyle.....	N/2.000	N/200	N/1.000
Isosulfocyanate de phényle.....	N/10.000	N/1.000	N/5.000
Iodacétone.....	N/10.000	N/2.000	N/1.000
Cyanure de potassium .....	N/1.000	active	retarde sans empêcher

(à suivre)

# LE DÉVELOPPEMENT DES ALGUES ET LA RÉFRANGIBILITÉ DE LA LUMIÈRE

par M. E.-C. TEODORESCO

(Suite)

## EXPÉRIENCE N° 24.

*Cosmarium sp.* (Fig. 31).

Culture sur gélose à 1,5 % avec de la solution de Knop à 1/10.  
On a employé les écrans de Schott suivants.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE	
1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm. + RG2 — 2 mm .....	119
2. — verte : verre VG1 — 4 mm.....	76
3. — bleue : verre BG4 — 4 mm .....	100

Après 46 jours (20 avril - 14 juin), on a constaté qu'en lumière rouge (fig. 31 R) le développement est plus intense qu'en lumière bleue (fig. 31 B), tandis qu'en lumière verte (fig. 31 V) la multiplication des cellules a été très faible, presque nulle.

## EXPÉRIENCE N° 25.

*Pediastrum Boryanum* (Turp.) Menegh. (Fig. 32).

Culture sur gélose à 1,5 % avec de la solution de Knop à 1/10.  
On s'est servi des écrans Schott suivants.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE	
1. Lumière rouge : verres rouges RG4—2 mm.+ RG2 — 2 mm.	119
2. — bleue verre bleu BG4 — 4 mm.....	100
3. — verte : verre vert VG1 — 4 mm .....	76

Après 27 jours (18 mai - 14 juin), les cellules se sont mieux multipliées en lumière rouge (fig. 32 R) qu'en lumière bleue (32 B), tandis qu'en lumière verte le développement est presque nul (fig. 32 V).

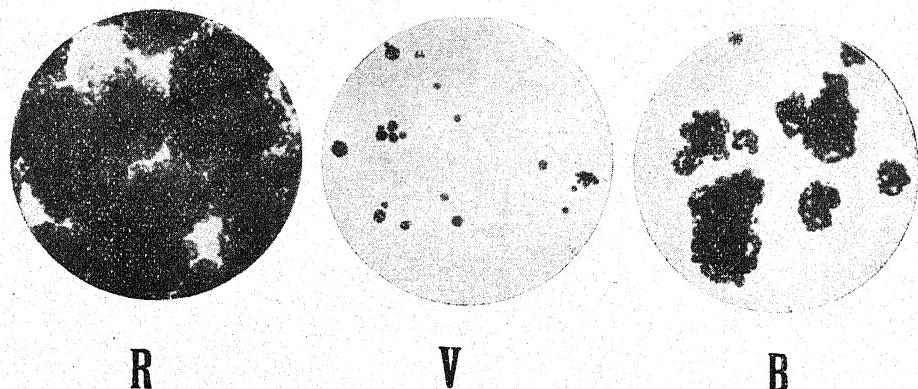


Fig. 32. — *Pediastrum Boryanum*. Intensités du développement à la lumière rouge R, à la lumière verte V et à la lumière bleue B.

### EXPÉRIENCES SUR LE DUNALIELLA

Les expériences effectuées avec cet organisme qui présente certaines particularités spéciales à maints points de vue, m'ont donné des résultats différents en lumière bleue suivant que la lumière qui éclairait les écrans colorés était plus ou moins intense. On sait que cette Algue est adaptée à se développer normalement à une lumière excessivement puissante ; dans les lacs salé. et dans les marais salants, les cellules arrivent à leur maximum de croissance et de multiplication pendant l'été, à la lumière directe du soleil ; lorsque la lumière est trop faible, le développement peut être très ralenti ou même nul en lumière bleue. Dans cette circonstance, le *Dunaliella* se comporte comme les différentes espèces d'Algues dans les recherches de DANGEARD, où, comme nous l'avons montré précédemment, l'intensité de la lumière bleue de son spectre était approximativement 35 fois moins grande que celle de la lumière rouge. Lorsqu'au contraire l'intensité des radiations augmente suffisamment, on constate, en lumière bleue, une intensité de mul-

tiplication assez notable des cellules et qui, parfois, se rapproche de celle que produit la lumière rouge.

#### A. Expériences faites au commencement de l'Eté

##### EXPÉRIENCE N° 26.

*Dunaliella salina* (Dun.) Teod.

Les cellules récoltées dans le « Lacul-Sarat » (district de Braïla), ont été cultivées sur gélose à 0,9% avec de l'eau salée ayant une densité approximative de 1,090, à laquelle on avait ajouté encore 0,3 % de nitrate de potassium. Comme la gélose ne se dissout que difficilement dans une eau salée aussi concentrée, on l'a chauffée d'abord dans l'eau douce et ce n'est que dans la solution encore très chaude qu'on a versé l'eau salée bouillante.

Pour filtrer la lumière du jour, on s'est servi des écrans Schott et les cultures ont été placées auprès d'une fenêtre orientée vers le sud.

##### QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm + verre NG5 — 1 mm.	87
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm .....	143
3. — verte : verre VG1 — 2 mm .....	161

Au bout de 46 jours (21 mars-6 mai), le développement a été un peu plus fort à la lumière rouge qu'à la lumière bleue ; en lumière verte, la multiplication des cellules a été moins accentuée quoique assez grande.

Ce résultat est très frappant, étant donné que l'intensité de la lumière rouge n'était environ que les deux tiers de celle de la lumière bleue.

##### EXPÉRIENCE N° 27.

*Dunaliella salina* (Dun.) Teod.

Même récolte de cellules et même milieu nutritif que dans l'expérience précédente N° 26. On s'est servi des écrans Schott suivants.

##### QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm + verre NG5 — 1 mm.	87
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm.....	143
3. — verte : verre VG1 — 2 mm.....	161

Au bout de 46 jours (21 mars - 6 mai) on a observé qu'en lumière rouge et en lumière bleue le développement était presque le même, quoique l'intensité des radiations rouges fut à peu près deux fois plus faible; en lumière verte, la croissance est moins prononcée qu'en lumière bleue quoique l'intensité de la lumière verte fut un peu plus grande.

### B. — Expériences faites pendant les mois d'hiver

#### EXPÉRIENCE N° 28.

*Dunaliella salina* (Dun.) Teod. (Fig. 33.)

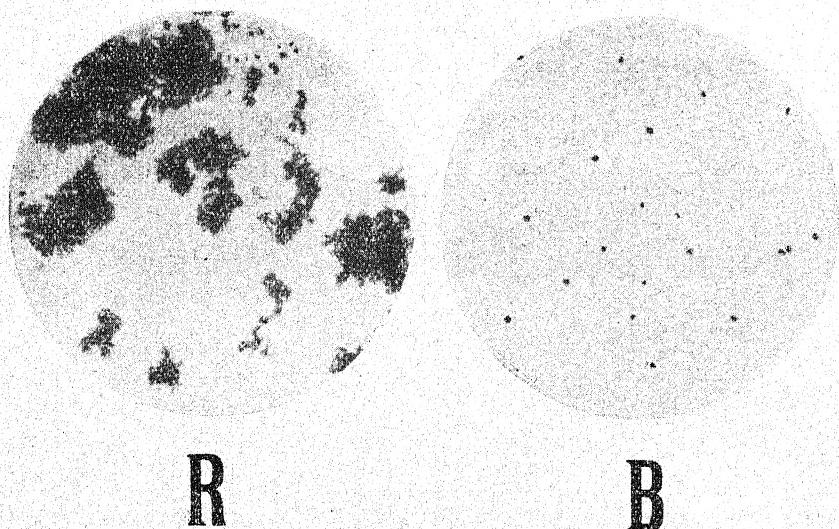


Fig. 33. — *Dunaliella salina*. Intensités du développement en lumière rouge R et en lumière bleue B.

Culture sur gélose à 0,7 % avec de l'eau salée du « Lacul-sarat » ayant une densité de 1,090. On s'est servi des écrans Schott suivants :

	QUANTITÉS DE LUMIÈRE
1. Lumière rouge : verre RG2 — 2 mm + verre NG5 — 1 mm.	165
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm .....	38
3. — verte : verre VG1 — 2 mm.....	124

Après 60 jours (20 nov. - 19 janv.), on a constaté les faits suivants : en lumière rouge (fig. 33 R) le développement est assez no-

table, tandis qu'en lumière bleue (fig. 33 B) et en lumière verte il a été nul ; non seulement les cellules ne se sont pas multipliées à ces deux sortes de lumières, mais même celles que j'avais mises en expérience se sont désorganisées : il n'y a que les hypnospores rouges qui se sont conservées. Ce résultat tient évidemment à la très faible quantité de radiations bleues qui se trouvent, en hiver, dans la lumière du jour.

*Résumé des expériences sur le Dunaliella.*

Si l'on compare l'expérience N° 28, faite en hiver, avec les expériences N° 26 et 27, faites pendant l'été, on constate que dans le premier cas, les *Dunaliella* ne se développent pas du tout en lumière bleue, tandis que dans le second cas, cette Algue se multiplie très bien à la même lumière, presque autant qu'à la lumière rouge.

J'ai répété les cultures avec cet organisme un grand nombre de fois et je suis arrivé toujours aux même résultats.

Pendant l'hiver, le *Dunaliella* s'est donc comporté comme les différentes espèces d'Algues dans les expériences de DANGEARD, où, comme nous l'avons vu précédemment, l'intensité de la lumière bleue de son spectre était extrêmement faible.

Si l'on examine les quantités de radiations qui traversaient mes écrans, on constate d'abord que la transmission de l'écran bleu, corrigée pour les mois d'hiver est à peu près trois fois plus faible que celle de l'écran rouge. D'autre part, il ne faut pas oublier que, pendant l'hiver, il y a non seulement une forte diminution des rayons bleus par rapport aux rayons rouges, mais encore que la radiation totale qui nous arrive du soleil est notablement amoindrie. En effet, si l'on compare la radiation reçue du soleil et du ciel pendant les divers mois, on constate qu'elle est, en moyenne, presque cinq fois moins grande en Décembre qu'en Mai  $\frac{\text{mai}}{\text{déc.}} = \frac{48}{10} = 4,8$  fois (1).

A Bucarest, pendant l'année 1932-1933, l'héliographe a montré que la durée de l'éclairement effectif du soleil a été de 0,55 pendant le mois de Mai et seulement de 0,11 durant le mois de Décembre (2),

(1) SIR NAPIER SHAW, Manual of Meteorology, vol. II, 1928, p. 3, fig. 1.

(2) *Buletinul meteorologic lunar al Institutului meteorologic central României*, 1923 et 1933.

c'est-à-dire que cette durée de l'éclairement du soleil a été cinq fois moins longue en Décembre qu'en Mai.

On s'explique maintenant les résultats que j'ai énoncés précédemment ; l'absence de croissance et de multiplication du *Dunalieilla* en lumière bleue, pendant l'hiver, est due à une intensité trop faible de la lumière pendant cette saison, cet organisme étant adapté à se développer normalement à une lumière très puissante qui est la lumière directe du soleil en plein été.

#### Expériences sur les Diatomées d'eau douce.

Nous avons vu plus haut que certaines Diatomées d'eau salée et d'eau douce suivent la règle générale de croissance et de multiplication observée chez les Algues vertes, c'est-à-dire, que dans la lumière rouge, le développement est plus accentué que dans la lumière verte et bleue. Rappelons ici que les expériences sur les Diatomées mentionnées ont été effectuées à la lumière d'une lampe électrique et que les quantités de lumière (blanche, rouge, verte, bleue) qui éclairaient les cultures étaient égales.

Cependant les cultures des Diatomées d'eau douce d'une autre espèce, m'ont donné des résultats un peu différents, lorsque ces Algues étaient éclairées par la lumière du jour filtrée à travers les mêmes écrans colorés de Schott : dans ce cas, l'intensité de la multiplication des cellules paraît être à peu près la même dans la moitié la plus réfrangible du spectre (vert, bleu) que dans l'autre (rouge, orangé) ; parfois même, les Diatomées paraissent se développer mieux en lumière verte et en lumière bleue qu'en lumière rouge-orangée. Ce fait s'observe aussi bien en été, lorsque la lumière du jour est puissante que pendant l'hiver quand la lumière totale du jour est, en moyenne, cinq fois moindre qu'en été et quand la quantité des rayons bleus ne représente que la moitié des rayons rouges.

#### EXPÉRIENCE N° 29

*Navicula radiosata* Ktz. var. *minutissima* Grun. (Fig. 34)

J'ai pu obtenir une culture presque pure de cette espèce de Diatomée ; les cellules ont été ensemencées sur des plaques en porcelaine poreuse, imbibée d'une solution de Knop à 1/10.

On s'est servi des écrans de Schott suivants :

	QUANTITÉS DE LUMIÈRE
1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm. + verre NG5 — 1 mm.	87
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm .....	38
3. — verte : verre VG1 — 2 mm.....	124

Après 21 jours (2-23 Oct.), la multiplication et la croissance des cellules ont été très grandes à toutes les lumières, mais le degré de développement est à peu près le même en lumière bleue et en lumière verte qu'en lumière rouge. (Voir fig. 34.)

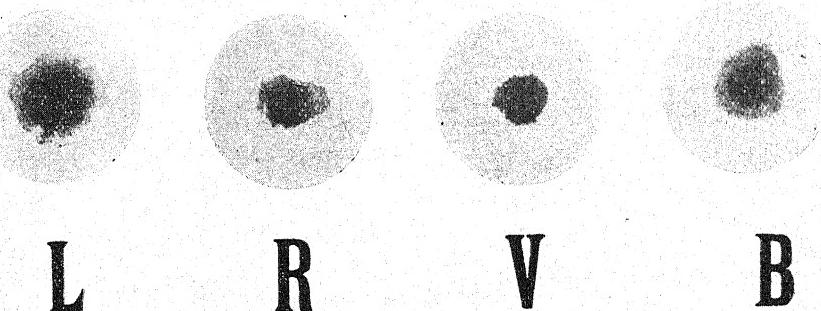


Fig. 34. — *Navicula radiososa* var. *minutissima*. Intensités du développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte V et à la lumière bleue B.

#### EXPÉRIENCE N° 30

*Navicula radiososa* Ktz. var. *minutissima* Grun. (Fig. 35.)

Cellules provenant de la même culture et mêmes écrans colorés que dans l'expérience précédente N° 29. Ensemencement sur porcelaine dégourdie imbibée de solution de Knop à 1/10.

	QUANTITÉS DE LUMIÈRE
1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm. + verre NG5 — 1 mm.	71
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm.....	38
3. — verte : verre VG1 — 2 mm .....	124

Après 21 jours (2-23 Oct.), on a constaté que le développement à la lumière bleue et à la lumière verte paraît être un peu plus intense qu'à la lumière rouge. (Voir fig. 35.).

## EXPÉRIENCE N° 31

*Navicula radiosata* Ktz var. *minutissima* Grun. (Fig. 36)

Cellules provenant de la même culture que dans les deux expériences précédentes (N° 29 et 30), mais la quantité de lumière rouge

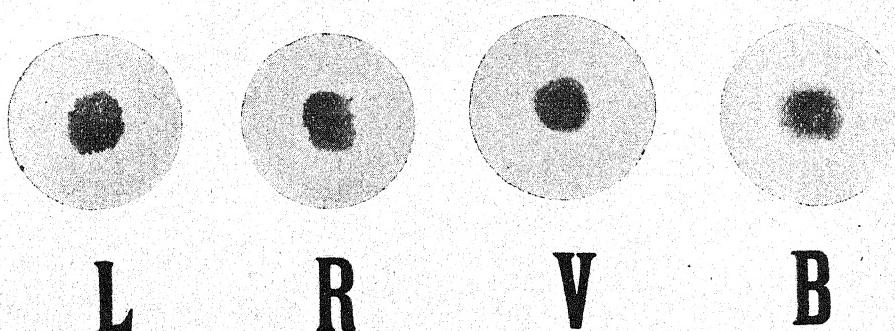


Fig. 35. — *Navicula radiosata* var. *minutissima*. Intensités du développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge R, à la lumière verte V et à la lumière bleue B.

a été augmentée jusqu'à être environ *deux fois* plus grande que dans les expériences précédemment décrites et *trois fois* plus grande que la quantité de lumière bleue.

## QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge : RG2 — 2 mm. + verre NG5 — 1 mm. ....	165
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm.....	38
3. — verte : verre VG1 — 2 mm.....	124

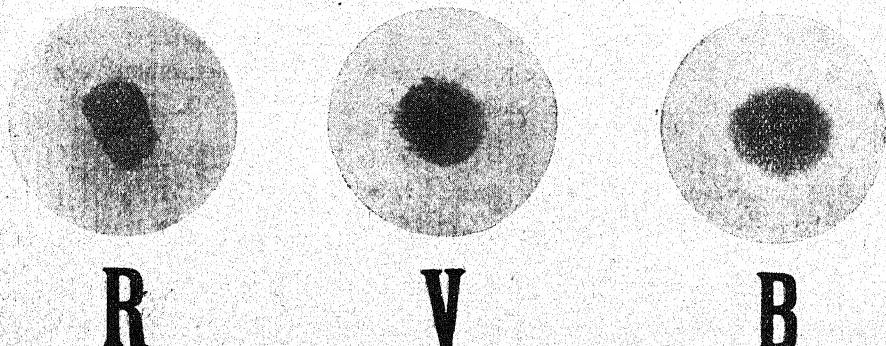


Fig. 36. — *Navicula radiosata* var. *minutissima*. Intensités du développement à la lumière rouge R, à la lumière verte V et à la lumière bleue B.

Au bout de 21 jours (2-23 Oct.), on a constaté que c'est toujours à la lumière bleue que le développement est le plus intense quoique cette lumière fût *trois fois plus faible* que la lumière rouge ; en lumière verte, la multiplication des cellules a été plus faible qu'en lumière bleue, mais plus prononcée qu'en lumière rouge. Voir la fig. 36.

## EXPÉRIENCE N° 32

*Diatomées d'eau salée.*

Mélange de diverses espèces de Diatomées du « Lacul-sarat ». Culture sur gélose à 0,9 % avec de l'eau salée de densité 1,090 à laquelle on avait ajouté 2,5 % d'eau douce et 0,3% de nitrate de potassium. On a employé les écrans suivants de Schott.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge : verre RG2 — 2 mm. + verre NG5 — 1 mm.	165
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm .....	143
3. — verte : verre VG1 — 2 mm.....	161

Après 46 jours (21 Mars - 6 Mai), j'ai constaté que le développement est énorme en lumière bleue ; il est un peu plus faible dans la lumière rouge, malgré la plus grande intensité de cette dernière ; en lumière verte, les cultures présentent presque le même aspect qu'en lumière rouge.

## EXPÉRIENCE N° 33

*Diatomées d'eau salée.*

Diatomées de la même récolte et cultivées sur le même milieu nutritif que celles de l'expérience précédente N° 32, mais l'intensité de la lumière rouge a été diminuée de moitié. On a employé les écrans suivants de Schott.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm. + verre NG5 — 1 mm.	87
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm .....	143
3. — verte : verre VG1 — 2 mm.....	161

Après 46 jours (21 Mars-6 Mai), *le développement est beaucoup plus considérable en lumière bleue qu'en lumière rouge, ce qui est facile à comprendre, puisqu'on a diminué de moitié l'intensité*

de la lumière rouge ; mais cette fois-ci, la multiplication des cellules en lumière verte est plus intense qu'en lumière rouge.

### Expériences comparatives et simultanées sur les Diatomées et les Algues vertes.

Des expériences précédentes il résulte que les radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre visible (vert-bleu) sont presque aussi favorables ou plus favorables à la multiplication et à la croissance des Diatomées que les radiations de l'autre moitié (rouge-orange). Ces résultats paraissent concorder avec ceux de MEINHOLD (1). D'après les expériences de cet auteur, non seulement les Diatomées mais aussi les Algues vertes se développeraient mieux en lumière bleue qu'en lumière rouge ; mais les conclusions de MEINHOLD soulèvent une critique : en effectuant les mesures thermo-électriques de quantités d'énergie qui traversaient ses écrans (solutions colorées), cet auteur n'a pas suffisamment éliminé les radiations infra-rouges (2) et il est probable que son écran rouge ne laissait passer que peu de radiations rouges.

D'ailleurs MEINHOLD a bien vu que les calculs qu'il a effectués pour déterminer l'intensité de la croissance et de la multiplication des cellules par rapport aux quantités de radiations qui traversaient ses écrans colorés, sont illusoires ; dans ses conclusions il est bien obligé de reconnaître que les valeurs obtenues pour la croissance (et pour l'assimilation) à la lumière rouge ne peuvent pas être prises en considération (« so muss ich in Folgenden ganz davon abstehen den Bereich des ersten Maximums mit in die Betrachtungen aufzunehmen »).

#### EXPÉRIENCE N° 34.

*Diatomées d'eau salée et Dunaliella salina.* (Fig. 37 et 38).

Nous avons vu dans l'expérience N° 32 que les Diatomées d'eau salée se développent un peu mieux en lumière bleue qu'en lumière rouge, même lorsque les intensités de ces deux sortes de lumière sont égales.

(1) Th. MEINHOLD, Beiträge zur Physiologie der Diatomeen, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. X, 1910, p. 353.

(2) Fr. BACHMANN, Ueber die Verwendung von Farbfiltern für pflanzenphysiologische Forschungen, *Planta*, Bd. 8, 1929, p. 501.

Afin de me rendre mieux compte de l'action des radiations de diverses réfrangibilités sur le développement des Diatomées, j'ai effectué un certain nombre de cultures comparatives, en plaçant *en même temps derrière les mêmes écrans et sur le même milieu nutritif* des Diatomées et une Algue verte, le *Dunaliella salina*.

Le milieu nutritif avait la composition suivante :

Eau salée de densité 1,090.....	100 cc.
Eau de source .....	2,5 cc.
Nitrate de potassium .....	0,3 gr.
Gélose .....	0,9 gr.

J'ai placé dans la *même boîte de Pétri* deux gouttes d'une suspension homogène contenant des Diatomées (fig. 37, *Di*) et deux autres gouttes contenant des *Dunaliella* (fig. 37, *Du*). Les écrans

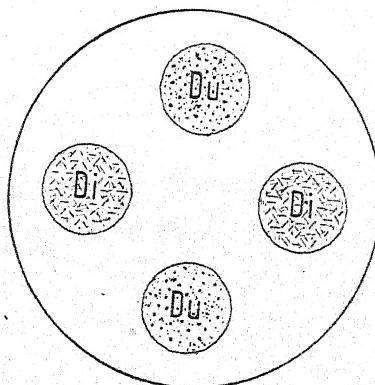


Fig. 37. — Cultures comparatives de *Dunaliella Du* et de *Diatomées Di* dans la même boîte de Pétri.

de Schott utilisés ont été exactement les mêmes que ceux de l'expérience N° 30 sur le *Navicula radiososa*, mais comme c'était vers la fin du printemps, la quantité de radiations bleues que contenait la lumière du jour était cette fois-ci plus grande qu'en hiver

#### QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm. + verre NG5 — 1 mm.	87
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm.....	143
3. — verte : verre VG1 — 2 mm.....	161

L'expérience a duré du 21 Mars au 6 Mai ; les résultats obtenus sont les suivants :

1<sup>o</sup> *Diatomées*. Le développement est plus puissant en lumière verte (fig. 38 V) et en lumière bleue (fig. 38 B) qu'en lumière rouge (fig. 38 R).

2<sup>o</sup> Le développement du *Dunaliella* est un peu plus prononcé en lumière rouge qu'en lumière bleue, et cependant, la lumière rouge a été plus faible ; en lumière verte, il est moindre qu'en lumière bleue.

Deux autres séries d'expériences, faites dans les mêmes conditions, m'ont donné les mêmes résultats.

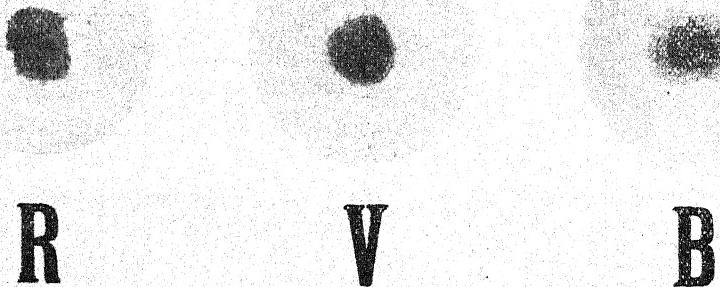


Fig. 38. — *Diatomées* d'eau salée en lumière rouge R, en lumière verte V et en lumière bleue B.

#### Expériences sur les Cyanophycées

Les expériences avec les Algues bleues sont un peu plus difficiles à réaliser qu'avec les Algues vertes, parce qu'il n'est pas toujours possible d'obtenir des cultures pures, exemptes d'autres organismes ; tandis que beaucoup d'Algues vertes unicellulaires et surtout les Diatomées se développent bien et rapidement à la lumière bleue, les cultures de Cyanophycées sont envahies en peu de temps par les autres Algues et gênées dans leur croissance et leur multiplication normale.

On savait que les Cyanophycées se développent dans toutes les régions du spectre visible (1), mais que la lumière bleu-violette

(1) R. HARDER, Ueber die Beziehung des Lichtes zur Keimung von Cyanophyceensporen, *Jahrb für. wiss. Botanik*, Bd. 58, 1919, p. 288. — Ueber die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen, *Zeitschrift f. Botanik*, Bd. 15, 1923, p. 305.

semble leur être moins favorable que la lumière rouge-orangée.

Il est vraisemblable que l'absence de développement des Algues bleues à la lumière bleu-violette, dans les expériences de DANGEARD, doit être attribuée soit à la faible intensité des radiations, soit à la durée trop courte des expériences de ce savant (à peu près un mois) (1).

GAIDUKOW (2) laissait ses plantes se développer pendant deux à trois mois ; cet auteur a constaté qu'à la lumière bleue *l'Oscillatoria sancta* se développe très bien, « parfois même la croissance est extrêmement intense » ; malheureusement les écrans employés (verre bleu) laissaient passer des quantités considérables de radiations rouge-orangées (50% à 60%), de sorte qu'il n'est pas permis de tirer, de ses observations, une conclusion sûre. Au contraire, derrière le même écran bleu, *l'Oscillatoria caldariorum*, se développe très mal et même périt au bout d'un certain temps, parce que, d'après GAIDUKOW, cette lumière lui est trop défavorable (3). Cependant, derrière une solution de sulfate de cuivre ammoniacal (« qui laisse passer presque exclusivement des radiations bleu-violettes ») les deux espèces se comportent de la même façon : « les deux espèces périssent », tandis que les Diatomées qui s'y trouvent mélangées, se développent bien. Ces derniers résultats concordent donc avec ceux obtenus par DANGEARD.

MAGNUS et SCHINDLER (4) ont obtenu, au contraire, un développement, mais faible, du *Phormidium autumnale* Gom. et de *l'Oscillatoria formosa* Bory, même derrière une solution de sulfate de cuivre ammoniacal ; mais, comme ces auteurs n'indiquent pas si leur écran bleu laissait passer des radiations rouges et quelle était la quantité de ces radiations « parasites », on ne peut pas tirer non plus de leurs expériences une conclusion indubitable.

J'ai effectué avec les Cyanophycées à peu près 250 cultures. J'indique dans ce qui suit quelques-uns des résultats obtenus.

Dans la première série de mes expériences, j'ai combiné les

(1) P. A. DANGEARD, I. c., p. 120.

(2) N. GAIDUKOW, Ueber den Einfluss farbigen Lichts auf die Farbung lebender Oscillarien, *Abhandl. K. preuss. Ak. Wiss.*, 1902, p. 24.

(3) N. GAIDUKOV, *Berichte d. d. bot. Ges.*, Bd. 21, 1903, p. 486 et 488.

(4) MAGNUS UND SCHINDLER, Ueber den Einfluss der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien, *Berichte d. d. bot. Ges.* Bd. 30, 1912, p. 316.

verres colorés de Schott de manière à éliminer complètement, même les petites quantités de radiations rouges qui traversent généralement les verres bleus ; à cet effet, j'ai superposé deux écrans bleus BG4, ayant chacun *deux* millimètres d'épaisseur ; à travers cette épaisseur de *quatre* millimètres il ne passait que 0,00028 des radiations de 7.750 angströms et seulement 0,000024 des radiations de 7.000 angströms, c'est-à-dire des quantités infimes et par conséquent négligeables ; tous les autres rayons de la moitié la moins réfrangible du spectre visible jusqu'à λ 480 étaient complètement absorbés comme on peut le constater non seulement par le Tableau VI ci-après, mais aussi par le spectrogramme B<sub>2</sub> de la pl. I. Mais par cette superposition des verres bleus, l'intensité lumineuse était très affaiblie, comme le montrent les données des mesures galvanométriques. Pour obtenir la lumière rouge, j'ai superposé un verre rouge RG4 et un verre rouge RG2 de Schott. L'écran vert était constitué par deux verres verts VG1, ayant chacun deux millimètres d'épaisseur.

#### EXPÉRIENCE N° 35.

*Phormidium autumnale* Gom. (Fig. 39 et 40).

Les premières expériences sur cette Algue ont porté sur un échantillon récolté sur la terre humide, au jardin du laboratoire de physiologie végétale de Bucarest ; la récolte ne contenait, comme Cyanophycées, que le *Phormidium autumnale*, cependant cette Algue n'était pas seule, mais accompagnée d'une infime quantité de quelques Protococcasées et Diatomées, presque introuvables au commencement de l'expérience.

Les filaments ont été fragmentés, en les agitant, dans une éprouvette avec de petites perles en verre. Les trichomes courts ainsi obtenus, en suspension dans une quantité suffisante de liquide nutritif (Detmer à 1/10), ont été distribués sous forme de gouttes à la surface de la gélose (à 1,5 % avec Detmer au 1/10), dans des boîtes de Pétri.

Les écrans de Schott laissaient passer les quantités suivantes de lumière.

## QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm. + verre RG2 — 2 mm.	119
2. — bleue : verre BG4 — 4 mm .....	100
3. — verte : verre VG1 — 4 mm.....	76

17 Août. — Au commencement de l'expérience, les tronçons courts des trichomes avaient le même aspect que ceux représentés

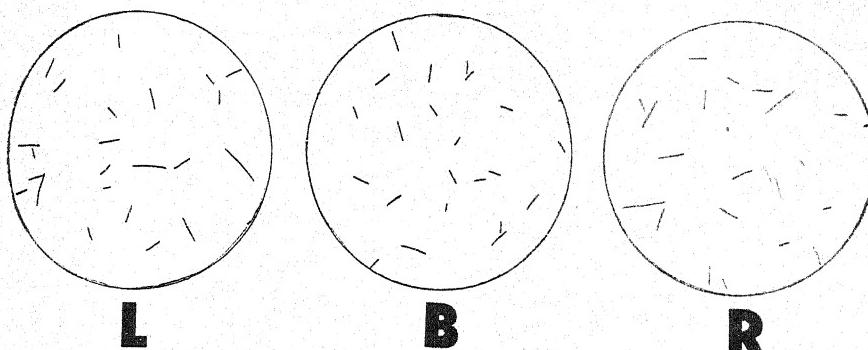


Fig. 39. — *Phormidium autumnale*. Etats des cultures au commencement de l'expérience N° 35.

dans la fig. 39 ; ils provenaient d'ailleurs du même échantillon que celui dont je me suis servi dans les expériences N° 47 et 48.

14 Octobre. — Au bout de deux mois on a constaté que l'algue s'est développée non seulement à la lumière blanche (fig. 40 L) et à la lumière rouge (fig. 40 R), mais aussi derrière l'écran bleu,

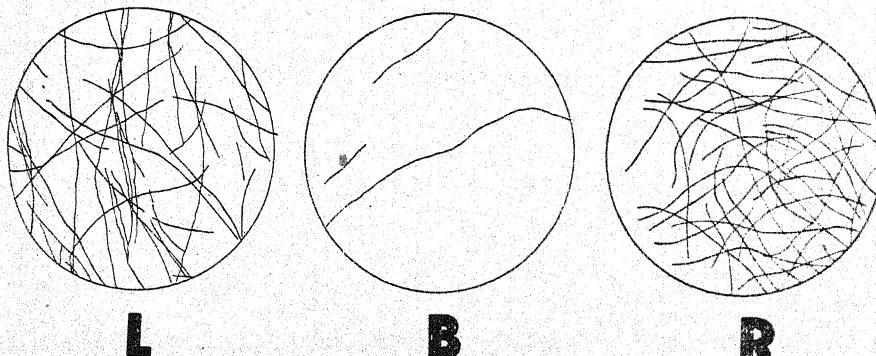


Fig. 40. — *Phormidium autumnale*. Développement à la lumière blanche L, à la lumière bleue B et à la lumière rouge R.

où les filaments ont acquis une longueur à peu près neuf fois plus grande qu'au commencement de l'expérience (fig. 40 B) ; cependant, la croissance à la lumière bleue est beaucoup moins intense qu'à la lumière rouge ; on constate également que, dans cette expérience, le développement à la lumière bleue est notablement plus faible qu'à la même lumière des expériences N° 47 et 48 ; mais cela s'explique facilement si l'on tient compte du fait que, dans l'expérience présente, la lumière bleue est beaucoup plus faible que la lumière rouge. En continuant à diminuer l'intensité de la lumière bleue par rapport à la lumière rouge, on conçoit qu'on puisse arriver à une intensité à laquelle le développement de l'algue bleue soit nul ou tout à fait inappréciable, comme cela est arrivé dans les expériences de DANGEARD avec le *Phormidium tenue* et quelques autres Cyanophycées (1). En ce qui concerne les cultures placées en lumière verte, on constate que les morceaux de trichomes sont restés aussi courts qu'au commencement de l'expérience et les cellules ne semblent pas s'être divisées.

#### EXPÉRIENCE N° 36

##### *Phormidium autumnale* Gom.

Cette expérience a été faite en me servant des mêmes écrans Schott que dans l'expérience précédente N° 35 et m'a donné les mêmes résultats.

#### EXPÉRIENCE N° 37

##### *Phormidium uncinatum* Gom. (Fig. 41 et 42).

Cette espèce qui s'était développée au laboratoire, dans un cristallisoir contenant de l'eau un peu salée apportée du lac Ama-ra, a été cultivée sur gélose à 1,5 % dissoute dans cette eau salée à laquelle on avait ajouté du nitrate de potassium à 0,02 %.

Comme pour le *Phormidium autumnale*, j'ai fragmenté les filaments du *Ph. uncinatum* en tronçons courts ; les fragments de trichomes ainsi obtenus, en suspension homogène dans une grande quantité de liquide nutritif (solution de Knop à 1/10) ont été distri-

(1) P. A. DANGEARD, l. c., p. 201-204.

bués sous formes de gouttes à la surface de la gélose dans des boîtes de Pétri.

J'ai effectué cette expérience en utilisant des verres colorés de Schott.

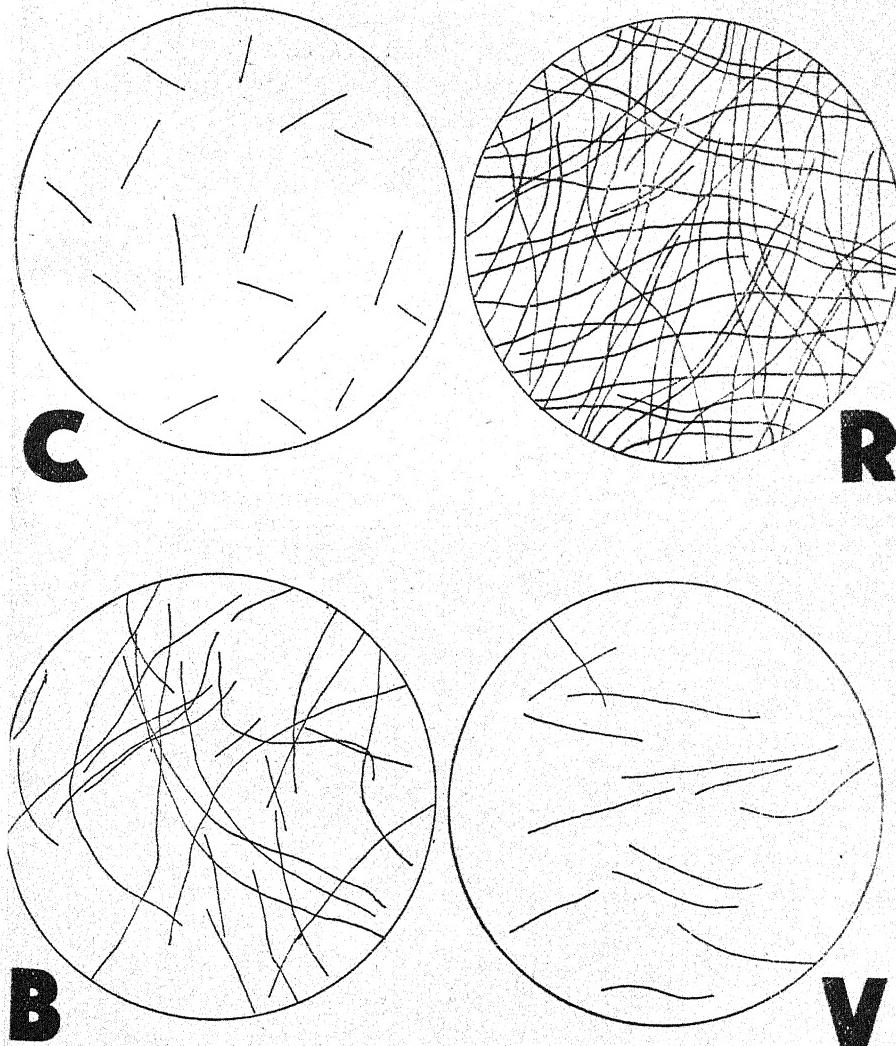


Fig. 41. — *Phormidium autumnale*. C, état des cultures au commencement de l'expérience ; R, développement à la lumière rouge ; B, développement à la lumière bleue ; V, développement à la lumière verte.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm. + verre NG5 — 1 mm.	87
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm.....	143
3. — verte : verre VG1 — 2 mm.....	161

Durée de l'expérience 42 jours (22 Juin - 3 Août).

La fig. 41 C représente l'état des filaments au début de l'expérience. Les fig. 41 R (lumière rouge), 41 B (lumière bleue) et 41 V (lumière verte) représentent les effets des diverses lumières colorées sur le développement de la plante après 22 jours de culture (22 juin-.

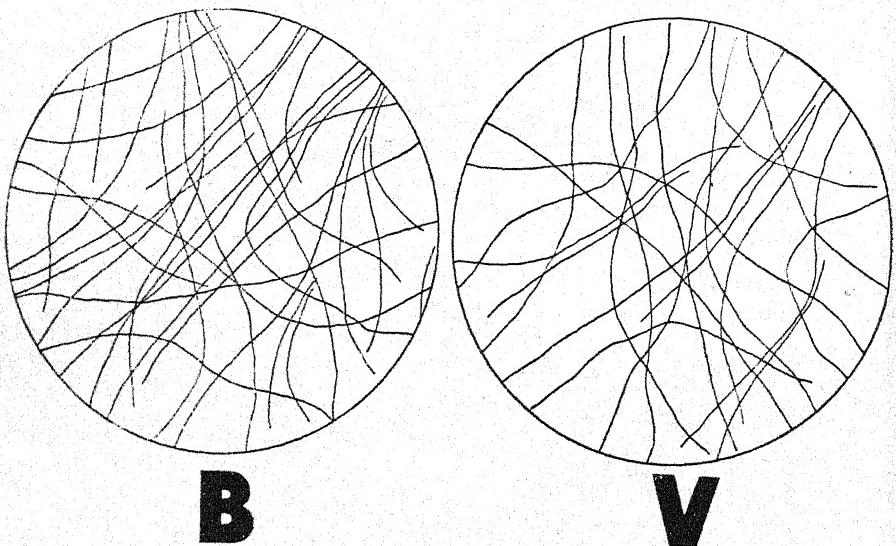


Fig. 42. — *Phormidium uncinatum*. Développement à la lumière bleue B et à la lumière verte V.

14 juillet) ; la différence est nette en faveur de la lumière rouge par rapport à la lumière bleue ; en lumière verte, le développement a été beaucoup plus faible qu'en lumière bleue.

Les fig. 42 B (lumière bleue) et 42 V montrent le progrès du développement à la lumière bleue et à la lumière verte au bout de 42 jours.

Remarquons que le *Phormidium* cultivé dans cette expérience s'est beaucoup mieux développé en lumière bleue et même en lumière verte que l'espèce des deux expériences précédentes N°s 35 et 36 ;

mais cela s'explique facilement, puisque les intensités de ces deux dernières sortes de lumière ont été cette fois-ci plus grandes. D'autre part, le développement en lumière rouge l'emporte de beaucoup sur celui observé derrière l'écran bleu et l'écran vert, quoique l'écran rouge ne laissait passer que la moitié de l'énergie qui traversait les écrans précédents. Cela prouve encore une fois que ce n'est pas *la quantité*, mais *la qualité* des radiations qui joue le rôle prédominant.

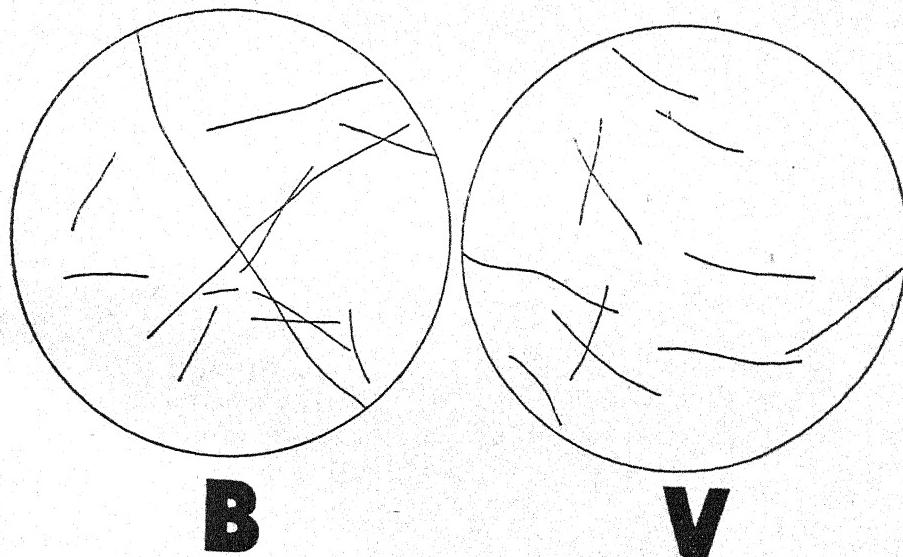


Fig. 43. — *Phormidium uncinatum*. Développement en lumière bleue B et à la lumière verte V.

#### EXPÉRIENCE N° 38

*Phormidium uncinatum* Gom. (Fig. 43 et 44).

Je me suis servi, dans cette expérience, presque de mêmes verres colorés de Schott que dans l'expérience précédente N° 37, mais j'ai à peu près égalisé la transmissibilité de l'écran rouge et de l'écran bleu ; à cet effet, la quantité d'énergie lumineuse que laissait passer le verre bleu a été amoindrie, tandis que celle qui traversait le verre rouge a été augmentée ; on a de même diminué la transmission de l'écran vert.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge : verre RG4 — 2 mm. + verre RG2 — 2 mm.	119
2. — bleue : verre BG4 — 4 mm.....	100
3. — verte : verre VG1 — 4 mm.....	76

La durée de l'expérience a été de 42 jours (22 Juin - 2 Août).

A la lumière rouge le développement a été très grand ; en ce qui concerne la lumière bleue et la lumière verte, après 22 jours (22 Juin - 4 Juillet) le développement a été assez faible, quoiqu'un peu plus

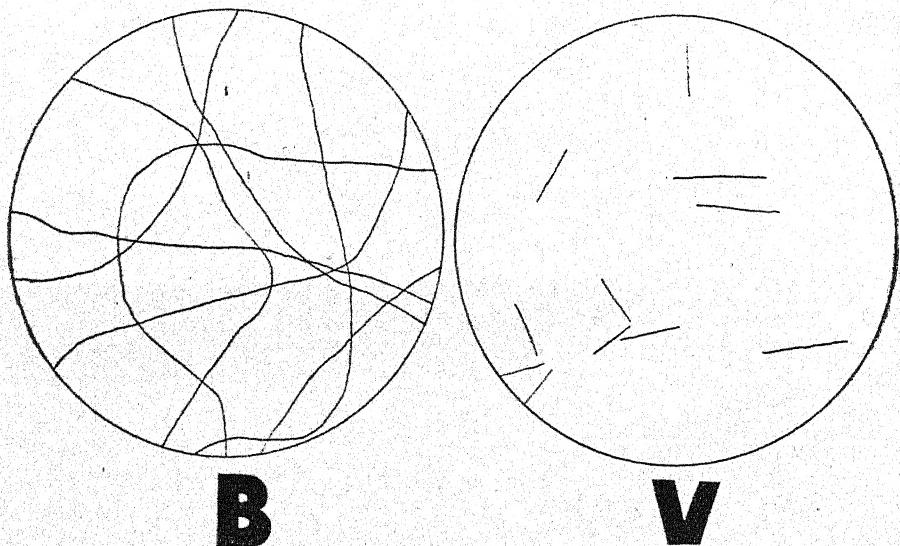


Fig. 44. — *Phormidium uncinatum*, mêmes cultures que celles représentées dans la fig. 43, mais au bout de 42 jours ; B, en lumière bleue ; V, en lumière verte.

prononcé en lumière bleue (fig. 43 B) qu'en lumière verte (fig. 43 V) ; mais si l'on compare les résultats au bout de 42 jours, on voit que la croissance a continué derrière l'écran bleu (fig. 44 B), tandis que derrière l'écran vert (fig. 44 V) les filaments ont commencé à dégénérer.

#### Expériences en solutions minérales.

On sait que certaines Algues vertes inférieures se développent à l'obscurité complète lorsqu'on leur procure des substances organiques

hydro-carbonées (1). On a soutenu que les Cyanophycées, placées à l'obscurité, dans les mêmes conditions, seraient également capables de se multiplier (2); mais PRINGSHEIM (3) n'a pas pu constater « eine sichere Vermehrung im Dunkeln » des Algues bleues qu'il a cultivées.

Pour m'assurer que la gélose dont je me suis servi ne contenait pas des traces assimilables de substances organiques, j'ai estimé nécessaire d'exposer, dans presque toutes mes expériences, quelques-unes des cultures à l'obscurité; lorsque le développement était nul à l'obscurité (ce qui est arrivé toujours dans mes cultures sur gélose minéralisée) et que l'Algue commençait à dégénérer, cela témoignait de l'absence des substances hydro-carbonées assimilables dans le milieu de culture. De cette manière j'ai évité les objections qu'on pourrait me faire, à savoir que le développement en lumière bleue serait dû à la présence de substances organiques nutritives dans la gélose. Cette cause d'erreur doit être évitée surtout dans les recherches sur les Cyanophycées lorsqu'on les expose à la lumière bleue.

Pour éviter complètement les erreurs possibles que pourrait causer l'emploi de la gélose, j'ai effectué un certain nombre de cultures dans des solutions minérales exemptes de substances organiques (Knop à 1/10), ou bien sur plaques en porcelaine dégourdie imbibées de solutions minérales.

#### EXPÉRIENCE N° 39

*Phormidium uncinatum* Gom. (Fig. 45 et 46).

Les trichomes ont été d'abord fragmentés de manière à obtenir des morceaux très courts (voir la fig. 41 C); des quantités égales d'Algues en suspension dans une solution de Knop à 1/10, ont été placées dans des tubes à essais et exposées aux deux lumières colorées suivantes :

(1) P. A. DANGEARD, *Comptes-rendus de l'Ac. des sciences*, Paris, t. 172, 1921, p. 254.

(2) R. BOUILHAC, *Comptes-rendus de l'Ac. des sciences*, Paris, t. 125, 1897, p. 880.

(3) E. G. PRINGSHEIM, *Beitrage zur Biologie d. Pflanzen*, Bd. 12, 1914, p. 81 et 87.

	<u>QUANTITÉS DE LUMIÈRE</u>
1. Lumière rouge : verre RG2 — 2 min. + verre NG5 — 1 mm.	165
2. — bleue : verre BG4 — 2 mm.....	143

La durée de l'expérience a été 84 jours (13 août - 4 novembre). Pour apprécier l'intensité du développement, on a broyé grossièrement, à la fin de l'expérience, les filaments dans un mortier en agate et on les a ensuite centrifugés dans des tubes gradués.

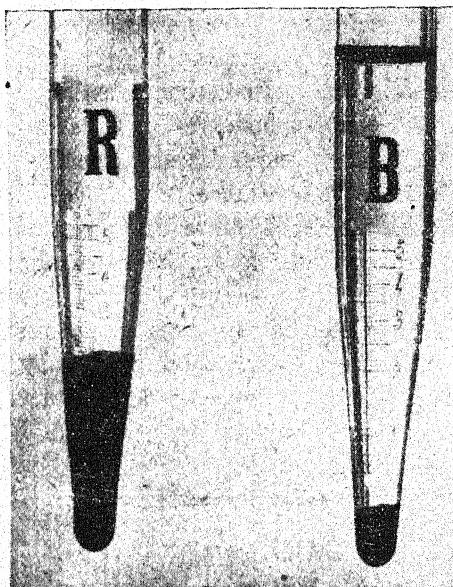


Fig. 45. — *Phormidium uncinatum*. Quantités d'Algues développées au bout de 84 jours en lumière rouge R et en lumière bleue B.

On voit par la fig. 45 que l'Algue s'est beaucoup mieux développée en lumière rouge (fig. 45 R) qu'en lumière bleue (fig. 45 B) et qu'à cette dernière lumière, la croissance a été également assez notable. Ces résultats sont donc semblables à ceux obtenus dans les cultures effectuées sur gélose minéralisée.

Une autre série de dix expériences a été effectuée en cultivant le même *Phormidium* sur des plaques de porcelaine poreuse imbibées d'une solution minérale de Knop à 1/10. Dans la fig. 41 C, on a re-

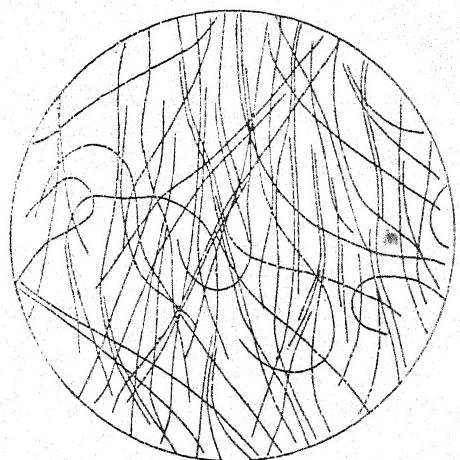
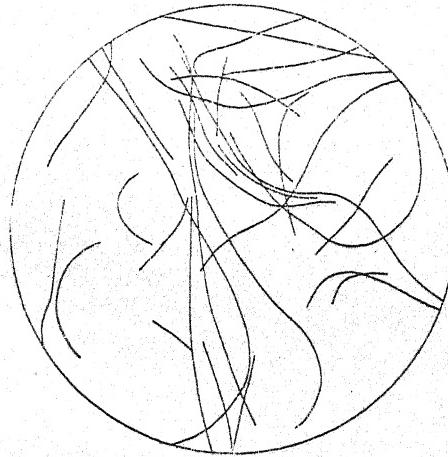
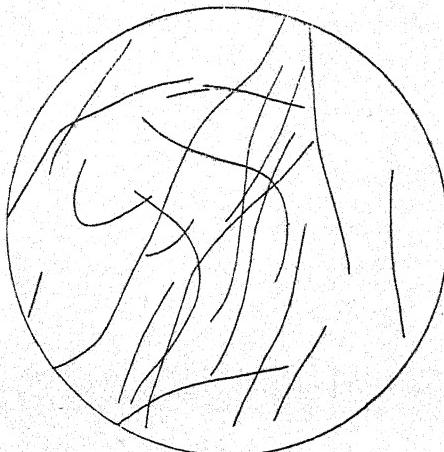
**R****B****V**

Fig. 46. — *Phormidium uncinatum*. Développement en lumière rouge R, en lumière bleue B et en lumière verte V.

présenté l'état de l'Algue au commencement de l'expérience. Les fig. 46 R (lumière rouge), 46 B (lumière bleue) et 46 V (lumière verte), montrent les aspects des cultures au bout de 20 jours.

### Sur le rôle des rayons parasites (Fig. 47 et 48)

On sait que presque tous les écrans qualifiés « bleus », laissent passer également une très faible partie des radiations rouges.

D'après DANGEARD (1), l'erreur fondamentale de presque tous les auteurs qui se sont occupés de l'action des radiations sur les diverses fonctions des plantes, consiste dans le fait que leurs écrans « bleus » laissaient passer des quantités notables de radiations « parasites », soit rouges soit rouge-orangées ; c'est-à-dire que, lorsque derrière l'écran bleu il y a développement d'Algues ou assimilation chlorophyllienne, la cause en est aux petites quantités de radiations de la moitié la moins réfrangible du spectre visible. En effet, dans l'appréciation des écrans colorés on peut se tromper, quand on emploie, dans l'analyse spectroscopique, soit une source de lumière trop faible, soit une fente trop étroite ; dans ce cas on pourrait omettre surtout les radiations qui se trouvent aux extrémités du spectre. D'autre part un écran rouge peut laisser passer une très faible quantité de radiations bleues, mais cependant suffisante pour provoquer des courbures phototropiques (2). En négligeant ce fait, on pourrait commettre des erreurs graves, surtout lorsque la quantité de rayons « parasites » est trop grande, comme cela est arrivé dans les expériences de GAIDUKOV (3), dont l'écran bleu laissait passer 50 % — 60 % de rayons orangé-rouges.

Ajoutons cependant que HARDER (4) a constaté, d'une manière précise, que le peu de rouge qui traverse l'écran bleu de sulfate de cuivre ammoniacal n'a aucune influence, ne modifiant pas du tout

(1) P. A. DANGEARD, *i. c.*, p. 55 et 124-125.

(2) Fr. BACHMANN, Ueber die Verwendung von Farbfilter für pflanzenphysiologische Forschungen, *Planta*, Bd. 8, 1929, p. 488. — *Buder Joh., Ber. d. bot. Ges.*, Bd. 44, 1926, p. 49.

(3) N. GAIDUKOV, Ueber den Einfluss farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien, *Abhandl. K. preuss. Ak. Wiss.* 1902, p. 24.

(4) R. HARDER, Ueber die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation, *Zeitschr. für Botanik*, Bd. 15, 1923.

l'intensité de l'assimilation ; mais la durée des expériences de cet auteur était très courte, quelques minutes seulement, et nous ne savons pas comment se serait comportée l'assimilation chlorophyllienne après une expérience de longue durée.

J'ai examiné si ces petites quantités de radiations rouges parasites pouvaient avoir une influence quelconque sur *le développement* des Algues, lorsqu'on les laisse vivre assez longtemps, quelques semaines, par exemple, derrière l'écran bleu. Dans ce but, j'ai réalisé quelques expériences en employant deux méthodes.

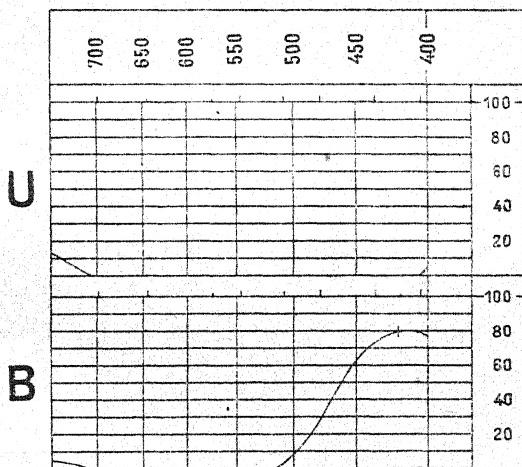


Fig. 47. — U, transmission des radiations par le verre U G 1 de Schott de 2 millimètres d'épaisseur ; B, transmission des radiations par le verre bleu BG 4 de Schott de 4 millimètres d'épaisseur.

#### PREMIÈRE MÉTHODE.

J'ai eu recours d'abord aux verres violet foncé de Schott (UG1) ; sous une épaisseur de deux millimètres, ces verres laissent passer 0,108 des radiations  $\lambda 775$  et 0,0001 des radiations  $\lambda 700$  ; tout le reste des radiations visibles est absorbé, à l'exception de 0,006 de l'extrême violet  $\lambda 405$ . Le Tableau VI montre les quantités de radiations qui traversent, d'une part l'écran bleu BG4, de l'autre, le verre violet UG1. Les courbes de la fig. 47 indiquent également la nature et les quantités de radiations transmises par le verre violet U et par le verre bleu B.

TABLEAU VI

NATURE DU VERRE	ÉPAISS. DU VERRE	QUANTITÉS DES RADIATIONS TRANSMISES POUR LES DIFFÉRENTES LONGUEURS D'ONDE							
		775	700	644	546	509	480	436	405
Verre bleu BG4	4 mm.	0,00028	0,000024	—	—	0,00065	0,07	0,57	0,59
Verre violet UG1	2 mm.	0,108	0,0001	—	—	—	—	—	0,006

Par conséquent, l'écran bleu laissait passer moins d'*énergie rouge* que l'écran violet ; la quantité de lumière rouge « parasite » qui traversait le verre bleu était si faible qu'elle ne pouvait pas être décelée même après une pose de 30 minutes (plaques extrasensibles

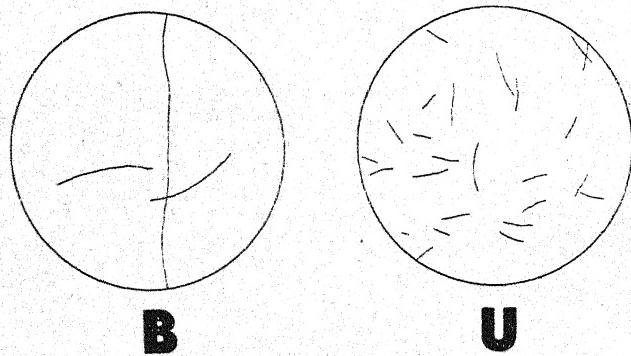


Fig. 48. — *Phormidium autumnale*. Développement en lumière rouge U et en lumière bleue B.

d'Ilford), comme le montre la fig. B, pl. I, tandis que, dans les mêmes conditions (même ouverture de la fente et lumière de même intensité), le verre violet donne un spectrogramme indiquant l'existence des radiations au voisinage de  $\lambda$  742 —  $\lambda$  702, après une pose de cinq minutes seulement (fig. R<sub>1</sub>, R<sub>2</sub>, R<sub>3</sub>, pl. I). Les courbes de la fig. 47 montrent également les quantités de lumière rouge que laissent passer le verre bleu (fig. 47 B) et le verre violet (fig. 47 U).

Remarquons d'abord que les radiations « parasites » que laissent passer le verre bleu BG4 et le verre violet UG1 de Schott ne

font pas sensiblement partie de celles qu'absorbe la chlorophylle, ni de celles qui interviennent le plus activement dans la photosynthèse.

Les expériences montrent que même les quantités de rayons rouges que laisse passer le verre UG1 sont trop faibles pour déclencher un accroissement appréciable des Cyanophycées (*Phormidium autumnale*). En effet les fig. 48 B et 48 U témoignent qu'*au bout de deux mois*, le développement est nul ou presque nul derrière l'écran UG1 (comparer les fig. 48 U et 39), tandis qu'à la lumière bleue il y a eu une croissance très nette (comparer la fig. 48 B à la fig. 39).

Il résulte nettement de cette expérience que *la croissance derrière l'écran bleu ne peut pas être attribuée, en aucun cas, aux rayons rouges «parasites» qui traversaient cet écran.*

#### DEUXIÈME MÉTHODE :

Cette deuxième méthode sert à contrôler la première ; en superposant un verre bleu BG4 et un verre rouge RG2 de Schott, de deux millimètres d'épaisseur chacun, j'obtiens un premier écran ne laissant passer que les rayons rouges «parasites» qui permet le verre bleu. Je compare l'effet des radiations transmises par cet écran avec celui d'un second écran composé de deux verres bleus BG4, de quatre millimètres d'épaisseur totale. Les spectrogrammes de la pl. I montrent que le premier écran BR laisse passer une faible quantité de radiations rouges  $\lambda$  709 - 735, tandis que le deuxième B<sub>2</sub> n'en laisse passer aucune trace appréciable, même après une pose de 30 minutes.

Les expériences montrent que derrière BG4 + RG2, il n'y a pas de développement au bout de 40 jours, tandis que derrière l'écran bleu BG4 il y en a.

Par conséquent, dans mes expériences, le rôle des radiations parasites semble être nul après deux mois de culture des Cyanophycées ; l'objection de DANGEARD sur la signification de ces radiations doit être abandonnée.

REVUE GÉNÉRALE DE BOTANIQUE

IV. QUATRIÈME CATÉGORIE D'EXPÉRIENCES

*Cloches de Senebier remplies de sulfate de cuivre ammoniacal et d'acide chromique. Mesure thermo-électrique et galvanométrique de la quantité de radiations transmises.*

Afin d'obtenir les radiations dont j'avais besoin, je me suis servi, dans un grand nombre d'expériences préliminaires, de solutions colorées.

Les cultures effectuées dans ces conditions ne pouvaient pas me donner des résultats satisfaisants, ni toujours sûrs. En effet, à l'aide de la méthode galvanométrique, j'obtenais une quantité totale de toutes les radiations qui traversaient une couche de solution ; mais cette quantité totale ne peut pas être corrigée, par rapport à la composition spectrale de la source employée, que d'une manière indirecte ; les valeurs rectifiées, ainsi obtenues, sont illusoires.

Cependant, même avec cette méthode, j'obtins des résultats concordants avec ceux que j'ai obtenus, dans la suite, à l'aide de méthodes beaucoup plus précises.

En ce qui concerne les solutions colorées, j'ai éliminé celles faites avec des colorants d'origine organique, ces derniers, en effet, se décomposent plus ou moins vite à la lumière, inconveniient grave pour les expériences de longue durée ; les plus pratiques, à ce point de vue, sont les substances colorantes fournies par la chimie minérale, à savoir le sulfate de cuivre ammoniacal et l'acide chromique, dont je me suis servi dans mes expériences sur les Hépatiques, les Ptéridophytes et les Phanérogames (1). Mais j'ai employé cette fois-ci des solutions un peu plus concentrées de sulfate de cuivre ammoniacal et cela afin d'éliminer encore plus complètement la transmission des radiations rouges. Avec les plaques photographiques d'Ilford, particulièrement sensibles à toutes les radiations comprises entre l'ultra-violet et 7.900 angströms et la lumière émise par un filament de Nernst, à la distance de 19 centimètres, les spectrogrammes obtenus, même après une pose de 30 minutes, ne décelaient aucune trace de radiations rouges ; la couche de la solution

(1) E. C. TEODORESCO, Observations sur la croissance des plantes aux lumières de diverses longueurs d'onde, *Ann. des sc. nat., Botanique*, 10<sup>e</sup> série, t. IX, 1929, p. 201.

possédait en moyenne 54 millimètres d'épaisseur (4). La solution contenait, en moyenne, 4 grammes de sulfate de cuivre par litre ; mais, comme l'épaisseur de la couche était variable d'une cloche à l'autre, j'ai préparé, pour chacune des cloches de Senebier, la solution convenable. Les spectrogrammes obtenus sont à peu près identiques à ceux que j'ai figurés dans mon Mémoire précédent (2) ; cet écran bleu laissait passer les radiations comprises entre  $\lambda$  508 et  $\lambda$  397, c'est-à-dire les rayons violets, indigos et bleus, ainsi qu'une faible partie des rayons verts.

Pour obtenir les radiations de la moitié la moins réfrangible du spectre, j'ai préféré l'emploi de l'acide chromique à celui du bichromate de potassium ; l'acide chromique, très soluble dans l'eau, présente le grand avantage de donner des solutions très concentrées, laissant passer des quantités d'énergie lumineuse dont on peut réduire à volonté l'intensité tandis qu'une solution saturée de bichromate de potassium laisse encore passer à peu près deux fois plus d'énergie qu'une couche de même épaisseur de sulfate de cuivre ammoniacal. En variant les concentrations de mes solutions d'acide chromique de 10 % à 34 %, on obtenait des écrans colorés qui laissaient passer des intensités différentes de lumière rouge-orangée. Les spectrogrammes obtenus avec les diverses concentrations d'acide chromique, montrent que ces écrans laissent passer les radiations comprises entre  $\lambda$  772 ( $-\lambda$  749) et  $\lambda$  589 ( $-\lambda$  596), c'est-à-dire des radiations un peu moins réfrangibles que celles qui traversent une solution concentrée de bichromate de potassium. Par opposition à cette dernière substance, l'acide chromique arrête non seulement les rayons bleus, indigos et violets mais aussi les rayons verts.

Pour effectuer les mesures galvanométriques, il a fallu éliminer les radiations infra-rouges ; dans ce but, on a ajouté à tous les écrans une couche de 13 millimètres d'une solution d'acétate de cuivre à 10 % ; dans ce cas, d'après FÉRY (3) l'intensité de la lumière transmise ne diminue que très peu, tandis que l'absorption exercée

(4) Dans mon Mémoire de 1929, on a imprimé 70 millimètres ; on est prié de corriger cette faute regrettable, en remplaçant 70 millimètres par 54 millimètres.

(2) I., c. pl. I, fig. 3-5.

(3) H. OLLIVIER, Cours de Physique, t. II, 1928, p. 269.

sur les rayons infra-rouges est si forte que leur quantité est réduite dans le rapport de 250 à 1. (1). Mais j'ai constaté ensuite qu'une solution à 3,5% de Cu Cl<sup>2</sup>H<sup>2</sup>O, à laquelle on ajoute quelques gouttes de HCl « réduit à moins de 1 % de celle du spectre visible l'énergie infra-rouge transmise » (2). Remarquons toutefois que, malgré l'énorme quantité d'énergie radiante infrarouge par rapport à celle des radiations visibles, la première ne semble pas jouer un grand rôle dans les principaux phénomènes vitaux (3). Dernièrement JOHNSTON semble avoir trouvé que les radiations infrarouges (entre 0,800 et 1,400) possèdent une action assez appréciable sur le développement de certaines Phanérogames (4).

Les mesures quantitatives d'énergie lumineuse que laissent passer les écrans colorés utilisés, ont été effectués à l'aide d'un galvanomètre de Paschen et d'une pile thermo-électrique d'Adam Hilger. Pour ces mesures je me suis servi, comme source de lumière d'une lampe électrique « Osram-Nitra » de 500 watts ; puisque mes cultures préliminaires ont été exposées à la lumière du jour, il aurait fallu me servir, pour les mesures thermo-électriques, également de la lumière solaire ; mais c'eût été rendre plus difficiles et beaucoup moins sûrs les résultats obtenus ; en effet, on sait qu'aussi bien l'intensité que la composition spectrale de la lumière qui arrive à la surface de la terre sont très variables pendant les différentes heures d'une journée. Ces variations journalières sont si grandes qu'il est plus convenable de se servir de la lumière d'une lampe « Osram-Nitra » que de celle du soleil.

Voici quelques unes des expériences que j'ai effectuées en employant cette méthode.

(1) Expériences de Vaurabourg in COTTON : *Bulletin des recherches et inventions*, 1920.

(2) J. LECOMTE, Le spectre infra-rouge, Paris, Presses universitaires de France, 1928, p. 239.

(3) J. STEPHAN, *Planta*, Bd. 5, 1928, p. 381 et Bd. 6, 1928.

(4) EARL S. JOHNSTON, Some effects of near infra-red radiation on plants, *Smithsonian miscellaneous Collections*, vol. 87, N° 14, 1932.

## EXPÉRIENCE N° 40

*Pediastrum Boryanum* (Turp.) Menegh. (Fig. 49)

Culture sur gélose à 1,5 % avec une solution de Knop à 1/10,

## QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge .....	24,8
2. — bleue .....	23,3

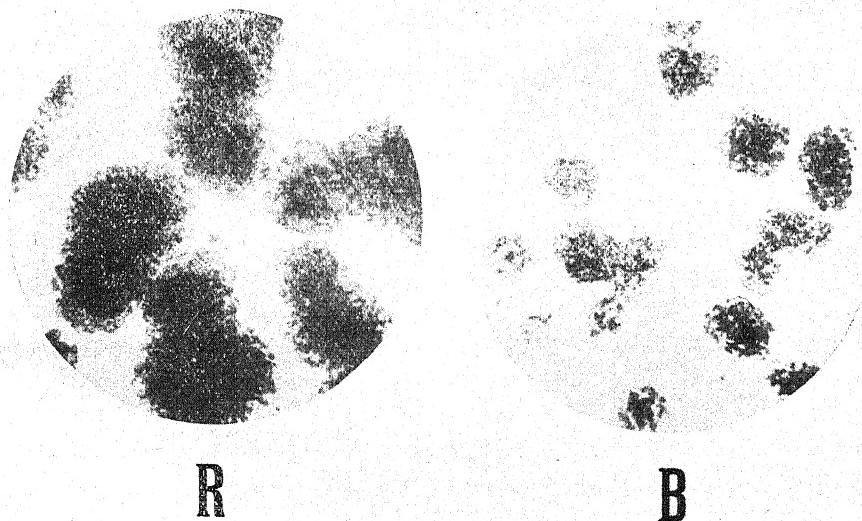


Fig. 49. — *Pediastrum Boryanum*. Développement en lumière rouge R et en lumière bleue B.

Durée de l'expérience 30 jours (13 Mai - 13 Juin). Développement plus grand en lumière rouge qu'en lumière bleue. Fig. 49 R (lumière rouge), fig. 49 B (lumière bleue).

## EXPÉRIENCE N° 41

*Cosmarium* sp. (Fig. 50)

Culture sur gélose à 1,5 % avec une solution de Knop à 1/10.

## QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge.....	24,8
2. — bleue .....	23,3

Durée de l'expérience 45 jours (29 Avril - 13 Juin). Le développement est très intense à la lumière blanche (fig. 50 L) ; il est un peu, mais très nettement plus prononcé en lumière rouge (fig. 50 R) qu'en lumière bleue (fig. 50 B).

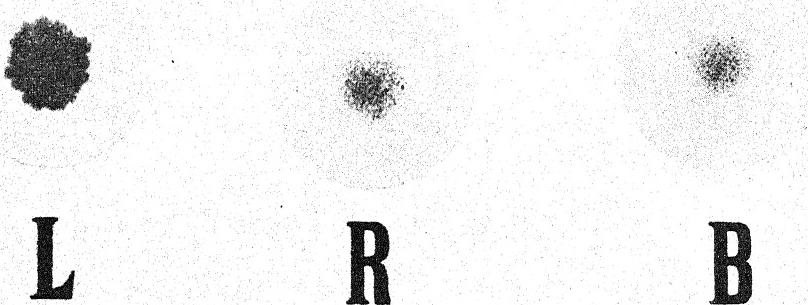
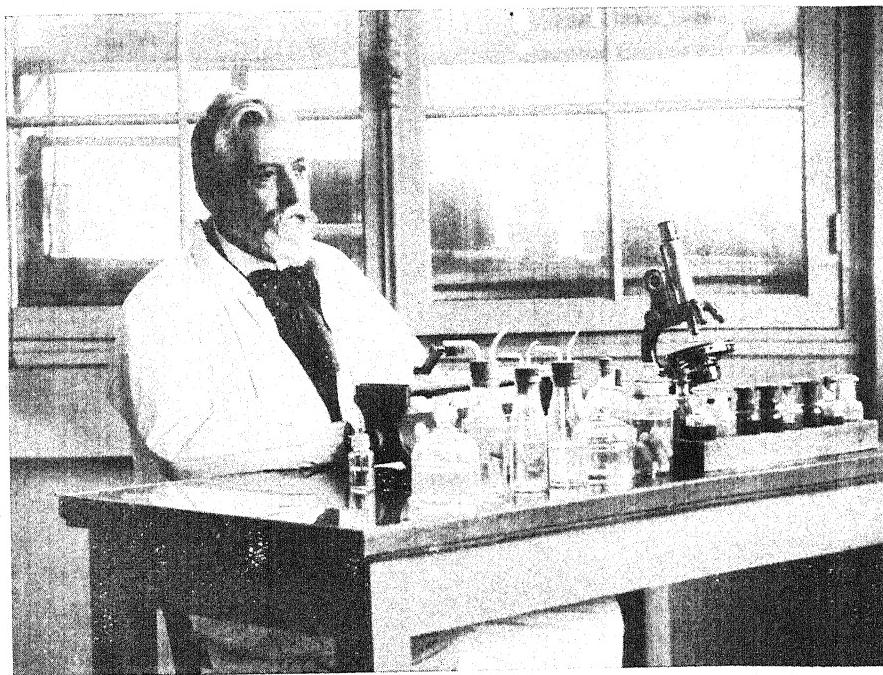


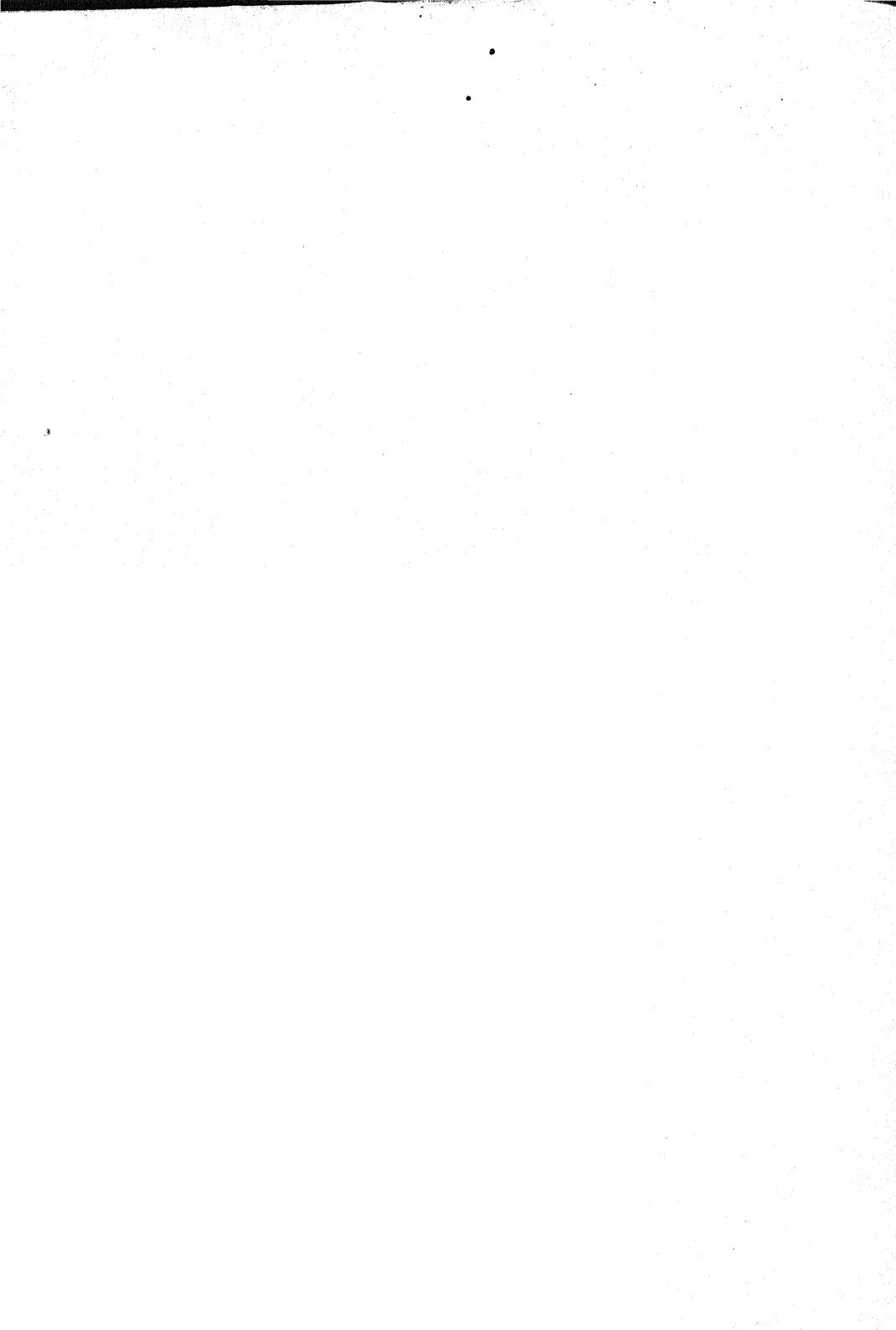
Fig. 50. — *Cosmarium* sp. Développement en lumière blanche L, en lumière rouge R et en lumière bleue B.

(à suivre.)

---



GUSTAVE CHAUVEAUD  
(1859-1933)



A PROPOS DE  
**DEUX PAPAVÉRACÉES ABERRANTES:**  
*L'OCEANOPAPAVER NEO-CALEDONICUM* GUILLAUMIN  
et le *MECONOPSIS CHELIDONIFOLIA* BUR. ET FRANCH.  
APPLICATION DE L'ANATOMIE A L'ÉTUDE  
DE LA FILIATION ; ESQUISSE D'UNE MÉTHODE

par M. J. FRIEDEL

Je rappellerai brièvement la structure anatomique bien connue d'une tige de Papavéracée. On trouve de gros faisceaux libéro-ligneux, séparés les uns des autres ; il ne se forme jamais de bois et de liber secondaires en dehors des faisceaux primaires. Dans chaque faisceau, le bois et le liber sont très classiquement superposés sans qu'il y ait de « bois en V » comme chez les Renonculacées et les Monocotylédones. Depuis quelques années, je m'occupe de l'anatomie systématique des Papavéracées. J'ai eu l'occasion d'étudier deux types aberrants : l'*Oceanopapaver neo-caledonicum* Guillaumin et le *Meconopsis chelidonifolia* Bur. et Franch. qui nous apportent de précieuses indications sur les affinités des Papavéracées.

L'*Oceanopapaver neo-caledonicum* a été récemment découvert par M. GUILLAUMIN (1).

Le genre *Oceanopapaver* est représenté par une espèce unique localisée en deux ou trois stations assez distantes l'une de l'autre sur la côte méridionale de Nouvelle-Calédonie.

Sa formule florale (4 sépales, 4 pétales, nombreuses étamines, 2 carpelles) serait celle d'une Papavéracée binaire normale si les sépales n'étaient en nombre égal à celui des pétales ; chez toutes

(1) GUILLAUMIN (A). Matériaux pour la flore de Nouvelle Calédonie XXVII, *Papavéracées* (*Bull. Soc. Bot. Fr.* LXXIX p. 225, 1932).

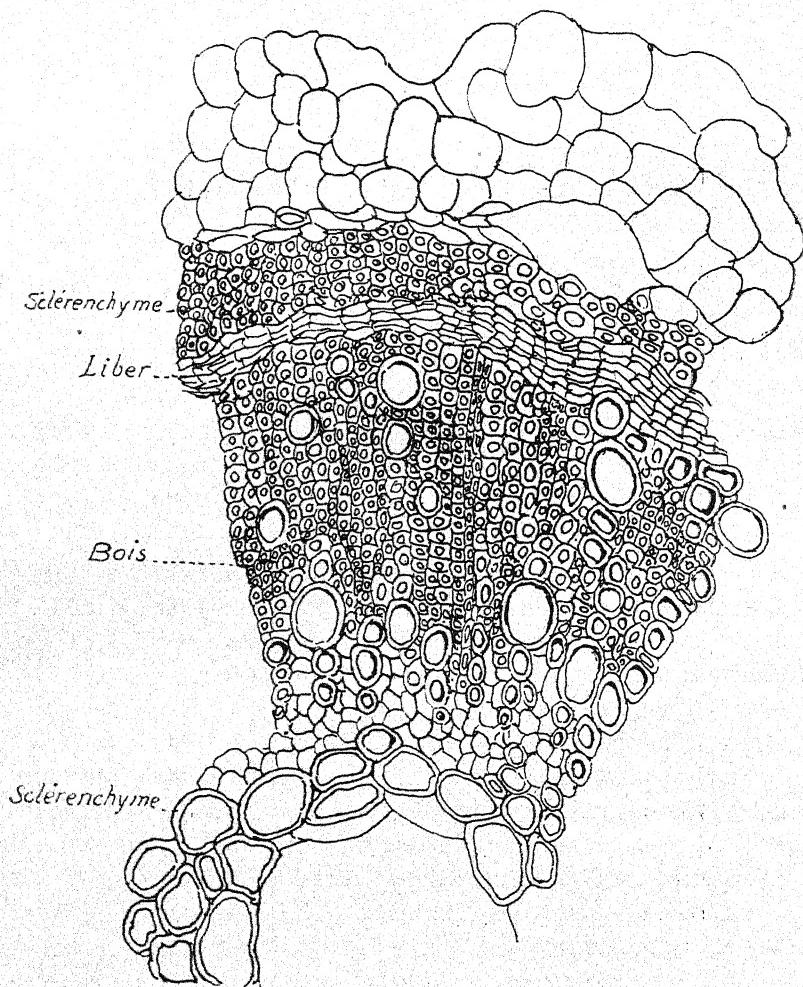


Fig. 1. — Portion d'une coupe de tige d'*Oceania papaver neo-caledonicum*.

les autres plantes de la famille, les sépales sont au moins deux fois moins nombreux que les pétales, généralement 2 sépales pour 4 pétales qu'à 3 sépales pour 6 pétales.

Grâce à l'amabilité de M. GUILLAUMIN, j'ai pu faire l'étude anatomique de cette curieuse plante, j'ai résumé les résultats de

mes observations dans une courte note présentée à la Société botanique de France (1). Je rappellerai brièvement les points essentiels.

Les tiges et les feuilles de l'*Oceanopapaver* sont couvertes de poils étoilés identiques à ceux des Cistinées. Dans la tige, le bois et le liber, aussi bien secondaires que primaires, sont toujours en anneaux continus comme chez les Cistinées. Ci-joint deux figures inédites : Fig. 1, portion d'une coupe de tige d'*Oceanopapaver*. Fig. 2, schéma d'une coupe de feuille.

L'*Oceanopapaver*, Papavéracée par sa morphologie florale, Cistinée par son anatomie, nous apparaît comme une forme de

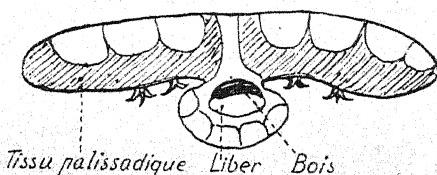


Fig. 2. — Schéma d'une coupe de feuille d'*Oceanopapaver*.

transition entre les deux familles auxquelles les botanistes reconnaissaient déjà des affinités marquées (2). Les Papavéracées et les Cistinées se ressemblent par leurs nombreuses étamines, par leur placentation pariétale, elles diffèrent par le nombre des pièces des enveloppes florales : 2 ou 3 sépales, 4 ou 6 pétales chez les Papavéracées ; 3 ou 5 sépales, 5 pétales chez les Cistinées. Je ne dis rien du nombre des carpelles très variable chez les Papavéracées.

De plus, certaines Cistinées, comme l'*Helianthemum* ont un calicule et il n'y en a jamais chez les Papavéracées. Par l'anatomie, les deux familles diffèrent essentiellement, sauf la très curieuse exception présentée par l'*Oceanopapaver*. L'*Oceanopapaver* localisé dans un très petit nombre de stations isolées les unes des autres

(1) FRIEDEL (J.). Sur l'anatomie de l'*Oceanopapaver neocaledonicum* (*Bull. Soc. Bot. Fr.* LXXX, p. 33, 1933).

(2) Voir BONNIER et LEGLERC DU SABLON, *Cours de Botanique*, p. 892 tableau des dialypétales, série 5.

apparaît comme une relique. C'est la seule Papavéracée indigène en Nouvelle-Calédonie où il n'y a pas de Cistinées. Il paraît plausible de supposer que c'est un terme d'une série aujourd'hui disparue qui, par tout un système de mutations anatomiques et de mutations morphologiques, aurait relié entre-elles les deux familles.

Le *Meconopsis chelidonifolia* (1) ne présente aucune particu-

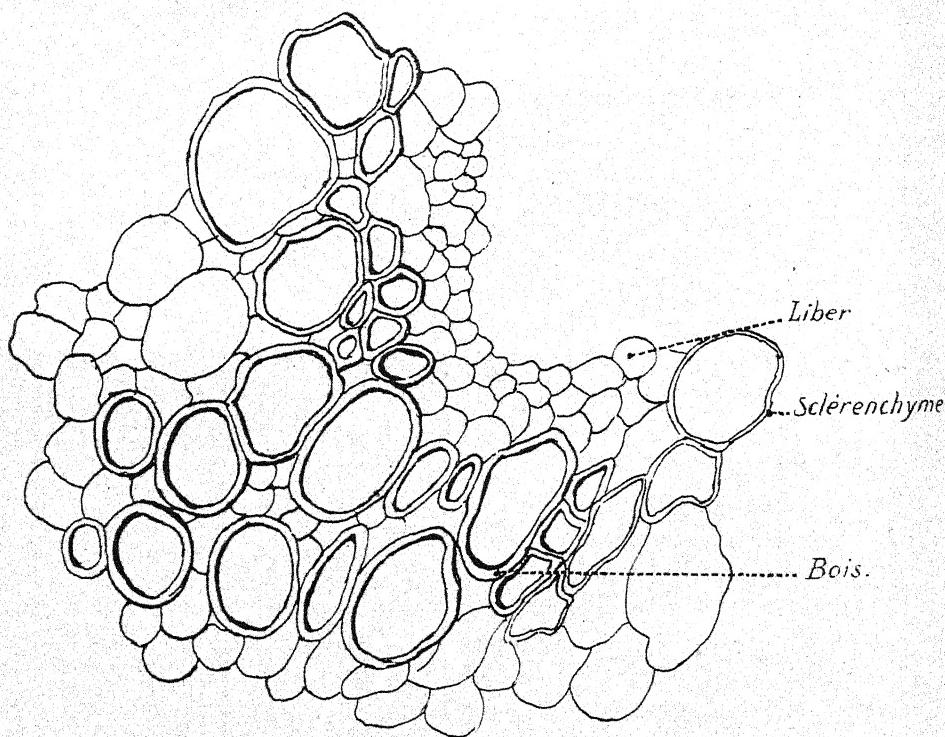


Fig. 3. — Le bois en V d'un faisceau de *Meconopsis chelidonifolia*.

larité morphologique. Comme fleur c'est une Papavéracée typique et même un *Meconopsis* des plus classiques. J'ai pratiqué des coupes sur neuf espèces de *Meconopsis* : la plupart avaient une même structure ressemblant beaucoup à celle de certains Pavots. Dans la

(1) FRIEDEL (J.). Quelques observations sur l'anatomie comparée du genre *Meconopsis*. (*Bull. Soc. Bot. Fr.* LXXXI, p. 103, 1934).

tige, il y a un épiderme cellulosique, une écorce cellulosique peu épaisse, le cylindre central est en partie lignifié, surtout dans la région péricyclique ; les faisceaux disposés en un cercle unique présentent une structure superposée typique sans « bois en V ».

Le *Meconopsis chelidonifolia* fait exception, l'épiderme et l'écorce sont sclérisés comme la partie externe du cylindre central, le bois des faisceaux est très nettement « en V ». On se croirait en présence d'une coupe de Renonculacée ou d'une Monocotylédone n'ayant qu'un seul cercle de faisceaux ce qui arrive quelquefois.

Fig. 3. — « Le bois en V » d'un faisceau de tige de *Meconopsis chelidonifolia*.

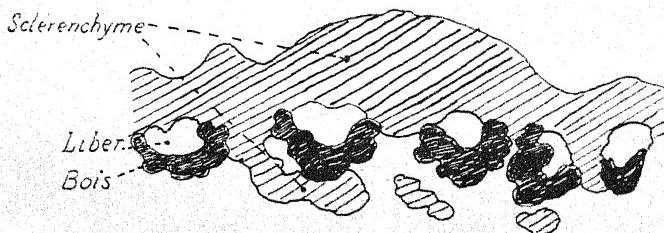


Fig. 4. — Portion d'un schéma de coupe de tige de *Meconopsis chelidonifolia*.

Fig. 4. — Schéma d'une partie de la tige de *M. chelidonifolia*.

La disposition des faisceaux chez le *Meconopsis chelidonifolia* indiquerait une affinité entre les Papavéracées d'une part et d'autre part les Renonculacées et familles voisines réunies par BONNIER et LECLERC DU SABLON dans leur première série (1) dialypétales à ovaires libres et nombreuses étamines.

De semblables affinités avaient déjà été signalées par HALLIER qui rapproche l'*Hypecoum* et le *Corydalis lutea* d'une Renonculacée de l'Asie centrale, le *Leptopyrum fumarioïdes*; le *Platystemon*, du *Ranunculus illyricus*; le *Corydalis cava*, d'une Berbéridée; le *Leontice altaica* (2).

(1) BONNIER et LECLERC DU SABLON, *Cours de Botanique*, p. 772.

(2) Voir dans le « Pflanzenreich » d'ENGLER le volume de FEDDE sur les Papavéracées, 40 Heft, IV. 104, 1909, p. 74.

Les Renonculacées sont, à notre époque géologique, la plus importante famille des dialypétales polycarpiques à pièces florales disposées en spirale. Or les botanistes admettent de plus en plus que ce sont justement des plantes bâties comme les Renonculacées qui sont les Angiospermes les plus primitives.

Des affinités avec les Renonculacées semblent donc indiquer que les Papavéracées correspondent à un type plus archaïque que d'autres familles qui leur sont apparentées comme les Cistinées et les Crucifères.

Les Papavéracées sont l'une des familles les mieux connues au point de vue de la manière dont les genres se rattachent les uns aux autres. LÉGER(1) a pu établir, d'après l'anatomie, une classification des Papavéracées et cette classification s'accorde très bien avec la classification basée sur la morphologie florale telle que FEDDE l'indique dans le volume cité plus haut.

Tout le monde est à peu près d'accord sur la manière de sérier les genres de Papavéracées : pour les genres à symétrie binaire, on a une série très naturelle allant du *Papaver* à l'*Hypecoum*. Les genres à symétrie ternaire forment une branche latérale se rattachant au genre *Papaver* par le *Papaver orientale* qui a souvent 3 sépales et 6 pétales au lieu des 3 sépales et des 2 pétales habituels dans le genre.

L'accord entre les botanistes cesse lorsqu'on cherche à voir dans quel sens l'évolution s'est produite : si elle a été progressive, par complication croissante de l'*Hypecoum* au Pavot ou régressive, par simplification du Pavot à l'*Hypecoum*.

L'hypothèse d'une évolution régressive vient tout naturellement à l'esprit si l'on compare les Papavéracées aux plantes polycarpiques telles que les Renonculacées. On conçoit très bien comment le Pavot peut se rattacher au type Renonculacée par l'intermédiaire de quelque forme qui ressemblerait aux Nymphéacées.

Le principal argument en faveur de la conception inverse : évolution progressive de l'*Hypecoum* au Pavot est la grande simplicité de la structure anatomique du pédoncule d'*Hypecoum* qui

(1) LÉGER (L. J.). Recherches sur l'appareil végétatif des Papavéracées, Thèse Paris 1895. Ce travail a paru ensuite dans les *Mém. Soc. linn. Normandie XVIII*, p. 195-623, pl. X. XIX 1894-1895.

présente 4 faisceaux en croix. On retrouve cette structure chez un grand nombre de Papavéracées à deux carpelles : *Chelidonium*, Fumariacées, *Macleya*, etc. Chez le *Platystemon*, à symétrie ternaire, le pédoncule présente 6 faisceaux. Pendant longtemps l'argument m'a semblé décisif : il me paraissait impossible que la réduction morphologique conduisant du Pavot à l'*Hypecoum*, en supposant une évolution régressive, se soit accompagnée d'une réduction anatomique corrélative.

Dans ma première note sur la filiation des Papavéracées présentée à la Société Botanique (décembre 1927) je me suis efforcé de concilier tant bien que mal l'hypothèse d'une évolution progressive de l'*Hypecoum* au Pavot avec la conception si naturelle d'une origine polycarpique des Papavéracées.

Je me rallie maintenant entièrement à l'idée d'une évolution régressive du Pavot à l'*Hypecoum*, idée facile à admettre si l'on cherche à appliquer aux Angiospermes la théorie des orthogénèses si heureusement utilisée en zoologie depuis quelques années (1).

Résumons brièvement cette théorie : L'évolution se fait par une suite de mutations polarisées dans une certaine direction. Dans une série paléontologique on voit apparaître un organe à l'état insignifiant, rudimentaire. Dans une forme plus évoluée, l'organe nettement dessiné, devient fonctionnel. Plus tard il s'exagère parfois, devient nuisible, peut-être léthal. Le même phénomène peut se produire pour une simplification, par disparition d'un organe. L'évolution n'est plus conditionnée uniquement par le passé. Tout se passe comme s'il y avait un plan, un dessin préconçu que la Nature cherche à réaliser.

La théorie des orthogénèses entraîne une certaine idée de finalité mais elle n'est pas nécessairement et partout finaliste, elle peut s'appliquer à des dispositions sans caractère téléologique constatable. En zoologie, la théorie des orthogénèses basée sur la paléontologie, confirmée par l'étude des formes actuelles a définitivement acquis une place solide dans la science. Je ne vois pas pourquoi on ne pourrait l'appliquer aux Angiospermes. J'émetts l'hypothèse suivante :

(1) Voir CUÉNOT: *Adaptation* (Encyclopédie scientifique, Paris chez Doin) sur l'orthogénèse p. 57, 154, 207. Voir des arbres généalogiques, p. 368 et 372.

Les familles dérivent les unes des autres par un système plus ou moins compliqué de séries de mutations polarisées. Simplifions, supposons seulement deux séries de mutations : une série morphologique et une série anatomique. Chez les Papavéracées : d'une part, le nombre des carpelles va en diminuant ; d'autre part, l'anatomie va en se simplifiant. Dans un pédoncule de Pavot, il y a le plus souvent un cercle régulier de nombreux faisceaux sans qu'on puisse y distinguer rien de particulier. Pourtant LÉGER a retrouvé, chez certains Pavots, une symétrie en croix faisant pressentir le dessin très simple de l'*Hypecoum* ou une symétrie ternaire indiquant le *Platystemon*.

Si l'on pense que les Cistinées dérivent des Papavéracées, on peut concevoir qu'il y a eu une série de mutations anatomiques et une importante mutation morphologique : le passage au type floral 5. L'*Oceanopapaver*, déjà Cistinée par l'anatomie, serait encore Papavéracée par la morphologie.

L'*Hypecoum* et les Fumariacées, par la disposition de leurs étamines, feraient pressentir les Crucifères qui se rattacheraient aux Papavéracées les plus évoluées.

L'*Oceanopapaver* est vraisemblablement, comme nous l'avons vu, l'un des chaînons de la série de formes de transition par où les Cistinées se seraient détachées du grand phylum des Papavéracées. Malheureusement, ni la morphologie florale, ni l'anatomie ne permettent de préciser la place de cette curieuse plante dans la famille, l'endroit où le rameau des Cistinées se serait détaché.

On voit que le problème de la filiation des Papavéracées présente encore bien des obscurités : pourtant l'*Oceanopapaver* et le *Meconopsis chelidonifolia* nous ont rendu possible un pas assez important vers la solution.

Il me semble que, de ces quelques observations et de ces quelques réflexions théoriques, on pourrait déduire les principes d'une méthode générale pour chercher la filiation des familles d'Angiospermes.

Dans nos classifications actuelles, indirectement issues des JUSSIEU et de Robert BROWN, les familles sont définies par un ensemble de caractères empruntés à la morphologie florale. Or, l'anatomie confirme les données d'une classification faite en dehors

d'elle. Chaque famille présente un type anatomique caractéristique. Je laisse pour le moment de côté les indications parfois très précieuses de la chimie. Toute famille incontestable comme les Renonculacées, les Papavéracées, les Crucifères, etc., est définie à la fois par des caractères morphologiques et des caractères anatomiques. Il y a donc grand intérêt à chercher, dans une famille, les anomalies anatomiques comme celles de l'*Oceanopapaver* et du *Meconopsis chelidonijolia*. On pourrait reprendre avec fruit les thèses de familles si à la mode vers la fin du XIX<sup>e</sup> siècle mais en multipliant beaucoup les espèces étudiées et en s'attachant particulièrement à celles qui présentent quelque particularité morphologique. Si l'on trouve des espèces ayant une anatomie notablement différente de l'anatomie typique de la famille, il faudra chercher de quelle autre famille elles se rapprochent. On reconnaîtra ainsi des affinités entre diverses familles et, de proche en proche, on aboutira à un tableau des parentés entre Angiospermes. C'est là le premier point à réaliser ; il y aura encore à faire, même pour les Papavéracées. Pour d'autres familles, la méthode serait la même plus ou moins féconde, d'un usage plus ou moins difficile, suivant les cas.

Supposons ce travail terminé pour la plupart des familles connues : on verrait fort bien comment elles se rattachent les unes aux autres sans pouvoir encore rien dire, en général, sur le sens dans lequel l'évolution s'est faite.

Il me semble qu'on pourrait aller plus loin. Pour des raisons morphologiques, on considère certaines familles comme archaïques, par exemple : les Renonculacées, Magnoliacées, etc., en gros, l'ensemble de familles réunies par BONNIER et LECLERC DU SABLON dans leur première série.

On pourrait comparer l'anatomie des autres familles à celle de ces familles reconnues primitives et d'après leur ressemblance avec elles, juger entre deux familles laquelle semble la plus ancienne, par conséquent dans quel sens le passage de l'une et l'autre s'est fait. Cette seconde partie du travail à faire n'est visiblement pas au point ; de nombreuses recherches sont encore nécessaires pour réaliser la première partie : tableau général des affinités. Pourtant je crois que l'exemple très concret des Papavéracées et des Cistinées me permettra de préciser ma pensée. L'affinité entre Papavéracées et Cistinées, pressentie pour diverses raisons, est prouvée par le cas

de l'*Oceanopapaver*. Par l'anatomie, les Papavéracées étant plus proches des Renonculacées que les Cistinées, il y a grande probabilité pour que les Cistinées dérivent des Papavéracées. Remarquons que ces considérations ne s'appliquent qu'à l'intérieur du sous-embranchement des Angiospermes dont l'origine est une autre question relevant essentiellement de la Paléobotanique.

Il faudra toujours se méfier des cas possibles de convergence. Ainsi, je ne crois pas que la polystélie du rhizome de *Primula auricula* autorise à rapprocher en quoi que ce soit cette plante, visiblement très évoluée, des Cryptogames vasculaires. Les convergences morphologiques s'expliquent le plus souvent par des conditions de milieu, par exemple, chez les plantes désertiques ou les plantes alpines. C'est surtout lorsque des plantes peuvent être rapprochées à la fois pour des raisons morphologiques et anatomiques qu'on peut conclure avec certitude à une parenté réelle.

D'autres moyens d'investigation sont à notre disposition. La chimie nous donne des renseignements précieux toutes les fois que les plantes contiennent des composés faciles à caractériser comme les alcaloïdes et les glucosides.

Des phénomènes de convergence sont possibles là aussi et je ne crois pas qu'il y ait lieu de supposer une parenté quelconque entre une Papilionacée (le genre *Lathyrus*) et les Ericinées parce que l'arbutine se trouve, à la fois, chez les *Lathyrus* et les Ericinées (1).

Enfin, à côté de la morphologie, de l'anatomie et de la chimie, l'étude cytologique peut nous renseigner sur les parentés des organismes. Il faudrait utiliser méthodiquement les beaux travaux américains sur les numérations et les comparaisons de chromosomes. Le problème de la filiation des Angiospermes peut être abordé par quatre voies différentes, rigoureusement indépendantes entre elles si les résultats sont concordants.

Comme première approximation, en s'adressant surtout à la morphologie et à l'anatomie, on pourrait arriver à un groupement intéressant des familles connues. Les documents ne manquent pas ; pour les compléter, il s'agirait de dépister, dans le plus grand nombre

(1) Voir MEUNIER A. Contribution à l'étude des glucides dans quelques espèces du genre *Lathyrus*. Thèse de Sciences, Nancy 1933.

de familles possible, les cas aberrants comme celui de l'*Oceanopavero-o-caledonicum* et du *Meconopsis chelidonifolia*.

Il y aurait ensuite à rechercher quels sont, chez les Angiospermes, les types de structure les plus archaïques, sans se préoccuper d'ailleurs, pour le moment, du rattachement avec les Gymnospermes dont les formes actuelles ont tous les caractères de types profondément évolués.

Je me suis borné ici à esquisser une méthode que j'essaie d'appliquer dans un domaine restreint et qui, je crois, donnerait des résultats intéressants si de nombreux chercheurs l'employaient pour l'étude méthodique des familles les plus diverses.

---

# INFLUENCE DE L'ÉTIREMENT SUR LES CELLULES VÉGÉTALES

par M. Gabriel GARNIER

---

## INTRODUCTION

Les phénomènes de traction de tissus, pouvant aller jusqu'à l'étirement des cellules, existent fréquemment chez les végétaux et ont été signalés dans la littérature botanique, le plus souvent dans des tissus normaux, mais aussi, quelquefois, dans des tissus pathologiques ; ces phénomènes d'étirement passif sont suivis souvent de divisions cellulaires. Ces recherches ont pour but d'étudier quelques-uns de ces phénomènes d'étirement, d'abord dans des tissus normaux, puis dans des tissus pathologiques (galles), et enfin, d'essayer expérimentalement de les supprimer ou de les provoquer ; chaque fois que nous en aurons l'occasion, nous tenterons de dégager l'influence de l'étirement sur la forme des cellules, leurs divisions et le sens de ces dernières. Dans la partie expérimentale, nous serons amenés à parler de l'influence de la pression sur les divisions cellulaires.

Notre travail sera divisé en trois parties, chacune commençant par un historique.

Ces recherches ont été faites en partie au laboratoire de Biologie Végétale de Fontainebleau, en partie au laboratoire de Physiologie Végétale de la Faculté des Sciences de Paris.

Avant de commencer cet exposé, nous sommes heureux d'exprimer à M. le professeur MOLLIARD notre reconnaissance respectueuse pour la bienveillance qu'il nous a témoignée. Nous avons toujours reçu de lui les conseils dont nous avions besoin et les encouragements

qui nous étaient nécessaires. Il a su de plus, en maintes circonstances, gagner notre affection.

Nous prions MM. L. BLARINGHEM, membre de l'Institut, et R. COMBES, professeur à la Sorbonne, d'accepter nos remerciements pour les encouragements ou les conseils qu'ils nous ont donnés.

Que M. MICHEL-DURAND, Directeur-adjoint du laboratoire de Biologie Végétale de Fontainebleau, veuille bien trouver, ici, le témoignage de notre gratitude pour l'accueil des plus cordiaux qu'il nous a toujours réservé dans son laboratoire.

M. A. CRÉPIN, chef des Travaux pratiques de Physiologie Végétale à la Faculté des Sciences, nous guida dans nos premiers pas avec amabilité et fit tout ce qui dépendait de lui pour faciliter nos recherches. Nous le prions de croire à notre vive reconnaissance.

Nous tenons beaucoup à remercier également M. S. BUCHET, Assistant au Laboratoire de Botanique, qui nous fit profiter très souvent de ses nombreuses connaissances et qui nous montra toujours de la sympathie.

Que notre ami, Robert ECHEVIN, Assistant au Laboratoire de Physiologie Végétale à la Sorbonne, trouve aussi ici nos remerciements pour les conseils qu'il nous a donnés. Son amitié, qui n'a jamais été mise en défaut, nous fut souvent précieuse par les encouragements qu'elle nous a prodigués au cours de nos recherches.

Mlle Suzanne BOUTHIAUX mit généreusement à notre disposition ses heures de liberté et nous rendit de grands services ces derniers mois ; nous l'en remercions particulièrement.

Nous remercions également notre camarade de Fontainebleau M. QUENDIAC à qui nous devons la photographie n° 7 de notre planche XIII et dont l'amabilité et la complaisance nous épargnèrent souvent des fatigues.

Nous adressons l'expression de notre reconnaissance au Conseil d'Administration de la Caisse des Recherches scientifiques qui nous attribua une subvention grâce à laquelle nous avons pu illustrer ce Mémoire.

## PREMIÈRE PARTIE

### L'ÉTIREMENT DANS LES TISSUS NORMAUX

---

Dans cette partie, nous signalerons un certain nombre de cas où des étirements passifs de cellules et, s'il y a lieu, leur influence sur les divisions cellulaires, ont été décrits, afin de bien montrer que ces étirements sont assez fréquents ; puis, nous étudierons plus en détail un de ces cas.

#### I

##### Historique.

W. HOFMEISTER [122, p. 272] [123, pp. 127-132] (1) remarque que la disposition des parois de séparation nouvellement formées est déterminée par la croissance précédente des cellules. La paroi de séparation se forme perpendiculairement à la direction de la croissance la plus forte des cellules (mais pas forcément perpendiculairement au plus grand diamètre).

*Thallophytes*.— N. WILLE en 1889 et en 1897 [309] [310], décrit des phénomènes d'étirement chez des algues brunes ; notamment à propos d'*Alaria esculenta* il dit que certaines cellules se trouvent étirées dans un sens, tandis que leur diamètre diminue dans l'autre, comme un « tuyau de caoutchouc tendu ».

E. KÜSTER [156], [161] décrit, dans la paroi des flotteurs de *Cystoseira*, des cellules étirées, parallèlement à la périphérie, par suite d'une traction exercée sur elles au moment du développement. Cette croissance passive est très nettement prouvée par des cellules

(1) Les chiffres gras entre crochets renvoient à l'index bibliographique placé à la fin de ce mémoire.

ayant une forme de cornue de verre étirée à la flamme. Certaines de ces cellules, qui s'étaient allongées dans la direction de la traction, présentent un étranglement vers le milieu et, dans ces parties étroites, on rencontre une paroi transversale. Dans certains cas, la traction mécanique a provoqué une séparation des deux moitiés de cellule ; les deux parties laissent voir encore, d'ailleurs, les pointes effilées des cornues. Les figures qu'il donne dans son mémoire (pl. VI) sont très démonstratives. E. KUSTER décrit aussi des cellules analogues dans d'autres algues.

K. KILLIAN [138] décrit chez les Laminaires, notamment chez *Laminaria digitata*, des déformations des liaisons transversales du réseau cellulaire dues à des tiraillements provoqués par l'élargissement de la feuille (« Trompetenzellen ») (voir les figures 16 à 20 de cet auteur).

*Cryptogames vasculaires*. — C. MÜLLER, en 1888 [193], dit que les parties périphériques des gaines dentelées d'*Equisetum* sont formées de cellules qui relient les sommets de deux dents de feuilles voisines à travers la commissure médiane en forme de courbe ; les cellules sont étirées dans la direction de cette courbure. Cette disposition serait provoquée par une croissance active des pointes des feuilles tandis que la croissance des cellules qui sont dans le creux n'atteindrait que difficilement la même intensité. Ces dernières cellules sont donc soumises à une traction. Ces explications n'ont pas été confirmées par S. SCHWENDENER [274] ni par H. C. SCHELLENBERG [253].

*Phanérogames*. — DUHAMEL DU MONCEAU [53], en fendant des cylindres de bois en 1764, met en évidence la contraction de tissus périphériques, ce qui prouverait l'existence de tensions dans ces régions.

MIRBEL, en 1816 [180], dit que la partie la plus externe de l'écorce de la tige, ne pouvant pas prendre d'accroissement, se fend et se déchire ; il ajoute qu'elle seule est soumise à une traction mécanique et que, les autres parties de l'écorce tendant à s'élargir, l'écorce s'accroît de ce fait en « ampleur ».

DUMORTIER [54], en 1832, voit apparaître sur des tiges une courbure se produisant du côté opposé à celui dont l'écorce a été enlevée.

En 1835, H. JOHNSON, en fendant longitudinalement des tiges,

observe [131] que les segments se recourbent vers l'extérieur. H. V. MOHL [185, p. 144], S. RATCHINSKY [235] et J. SACHS [251] confirment cette observation.

H. DUTROCHET [55] [56] montre qu'il est nécessaire que l'écorce s'accroisse pour faire place aux nouvelles couches de liber et d'aubier. Il écrit notamment [56, p. 161] que le développement en ampleur des couches est d'autant plus grand qu'elles sont plus sollicitées à s'élargir par le développement en épaisseur des couches sous-jacentes ; en sorte que ce sont les couches les plus extérieures qui se développent le plus en ampleur. Il paraîtrait par là que ce développement en ampleur serait favorisé, et même exclusivement sollicité, par la distension qu'éprouve le tissu de chaque couche du fait du développement en épaisseur des couches sous-jacentes.

HUGO von MOHL [183, p. 135] signale quelques cellules étirées dans la tige des Palmiers.

G. HARTING [103] et A. de BARY [7] montrent que chez un certain nombre de tiges à moelle creuse, la déchirure de cette dernière est provoquée par la croissance tangentielle.

M. J. SCHLEIDEN [257] mentionne l'existence de tensions que l'on peut mettre en évidence en interrompant la continuité des parties (par exemple en fendant la tige de *Taraxacum*).

(à suivre)

---

# ÉTUDE BIOCHIMIQUE DE *BACTERIUM XYLINUM*

par Mlle COZIC

(Suite et fin)

---

## CHAPITRE VII

### ACTION DU CYANURE DE POTASSIUM SUR *BACTERIUM XYLINUM*

---

- § 1. Introduction.
- § 2. Action sur la croissance.
- § 3. Action sur la respiration .
- § 4. Action sur le potentiel d'oxydoréduction.

#### § 1. — Introduction.

Nous avons étudié l'action du cyanure de potassium sur la croissance, la respiration, et le pouvoir oxydoréducteur de *Bacterium xylinum*.

Ajouté à très faible dose ( $N/10^3$ ) au milieu de culture, il empêche toute croissance, conformément à la loi générale d'action de ce sel, considéré comme éminemment toxique.

Il n'a au contraire, aucune action nocive sur la respiration de *B. xylinum* : à faibles concentrations ( $N/1.000$  et moins), son influence est nulle, aux concentrations élevées ( $N/10$  et  $N/100$ ), il excite considérablement (de 5 à 10 fois) la consommation d'oxygène de la bactérie.

Sur l'oxydoréduction son action est faible, il se borne à diminuer à peu près de moitié la vitesse d'oxydoréduction.

Ce n'est pas la première fois que l'on observe une action nulle du cyanure de potassium à faible concentration sur la respiration d'un être vivant. La découverte de ce phénomène remonte à LUND qui a trouvé, en 1918, que le KCN n'a pour ainsi dire pas d'action sur le *Paramecium*. Ch. SHOUP et BOYKIN, 1932, ont vérifié les travaux de LUND et ils ont même trouvé que le cyanure de potassium à des concentrations variant de 0,005 à 0,0001 M augmente légèrement la consommation d'oxygène de *Paramecium*.

WARBURG, 1919, EMERSON, 1927, L. GENEVOIS, 1928, WATANABE, 1932, ont trouvé que KCN augmentait la respiration de *Chlorella* en milieu minéral, mais en milieu minéral seulement et d'autre part dans une assez faible proportion.

On sait que l'enzyme dite de SCHARDINGER (1) n'est pas affectée par des concentrations de cyanure inférieures à 0,01 M, de même WARBURG et CHRISTIAN ont isolé dernièrement (1932), une telle enzyme de la levure basse.

Cependant les excitations dues au cyanure de potassium examinées jusqu'à présent sont relativement faibles, environ 50 %. SMYTHE (1932 et 1933) a trouvé une augmentation de consommation d'oxygène par KCN comparable à celle que nous avons nous-même obtenue, mais dans un milieu chimique.

Il additionne une solution de méthylglyoxal (0,130 M) de solutions relativement peu concentrées de KCN (0,0005 M) et voit le dégagement de CO<sub>2</sub> passer par exemple de 2,9 à 109 cc<sup>3</sup>. Ce phénomène a lieu en absence de bactéries et le cyanure de potassium se conduit comme un véritable catalyseur d'oxydation. Nous avons pensé que l'augmentation considérable de consommation d'oxygène que nous avons nous-même constatée était peut-être due à la présence de dioxyacétone dans la zooglée de *B. xylinum*, la bactérie ayant poussé sur glycérol ; nous avons étudié le phénomène sur la dioxyacétone pure et sur des zooglées de plus en plus lavées.

En l'absence de bactéries, la dioxyacétone à 4 % voit sa consommation d'oxygène élevée par addition de cyanure de potassium,

(1) SCHARDINGER a découvert cette enzyme, en 1901, dans le lait frais, mais il semble bien qu'il n'ait fait que répéter une expérience peu connue de E. DUCLAUX (*Traité de microbiologie*, 1883) dans laquelle ce savant montre la décoloration du carmin d'indigo par le lait frais et sa recoloration par agitation à l'air. C'est en somme la toute première réaction d'oxydoréduction connue. E. DUCLAUX l'attribue à l'existence de ferment dans le liquide.

mais d'autre part des zooglées absolument débarrassées de toute trace de dioxyacétone voient également KCN augmenter leur consommation d'oxygène, cependant que ce sel est sans action sur des zooglées mortes (ébouillantées). Il semble donc que les deux phénomènes soient distincts : le second est-il dû à la présence dans la molécule vivante de certain composé oxydable sous l'influence du cyanure de potassium ?

Nous verrons § 3 l'étude détaillée de l'action de KCN sur *B. xylinum* et quelles conclusions nous croyons pouvoir en tirer.

### § 2. — Action sur la croissance.

Le milieu de culture utilisé pour l'étude de l'action du cyanure de potassium sur la croissance de *B. xylinum* est le milieu habituel : autolysat de levure à 5 g. 0/00 d'extrait sec, plus 40 gr. par litre de glycérol.

Les concentrations de cyanure de potassium employées s'échelonnaient de N/10 à N/10<sup>6</sup> par puissance de 10. Les concentrations N/10, N/10<sup>2</sup>, N/10<sup>3</sup> empêchent toute croissance, cependant que pour N/10<sup>4</sup>, N/10<sup>5</sup>, N/10<sup>6</sup> la croissance n'est même pas ralenti. Dans une série d'expériences complémentaires nous avons déterminé de plus près la concentration de cyanure mortelle en resserrant l'intervalle, N/1.000 - N/10.000. A N/5.000, *B. xylinum* pousse normalement, à N/2.500 la bactérie pousse à peine. Nous pouvons donc considérer N/1.000 comme la concentration mortelle de cyanure de potassium pour *B. xylinum*.

Nous avons constaté d'autre part, que, pour N/10.000 les cultures sont bien plus belles que les cultures témoins (sans addition de KCN) et ce phénomène s'est renouvelé régulièrement. N/10.000 est donc la dose optimum de KCN pour *B. xylinum*.

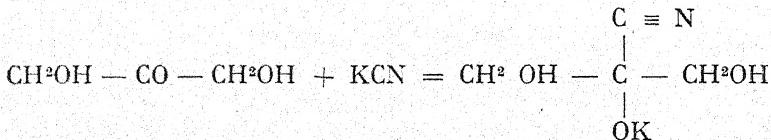
C'est SCHULZ qui a le premier (1885-1888) attiré l'attention sur l'existence de doses optima pour chaque antiseptique. Il a vu que les poisons de la levure accélèrent la fermentation lorsqu'ils interviennent à faible dose, cette dose pouvant être exactement déterminée, et que la dose accélérante a un certain optimum. SCHULZ a même observé des cas où la présence de l'antiseptique est sans action. SCHULZ a rapproché ses résultats de ceux de Claude BERNARD sur les poisons de l'organisme. Ultérieurement, BIERNACKI, 1891, a étudié avec soin les doses mortelles et optima de toute une série

d'antiseptiques sur la fermentation de la levure et a établi une loi suivant laquelle la dose mortelle d'un antiseptique est à peu près proportionnelle à la quantité de levure, et que d'autre part, la quantité de sucre ne joue aucun rôle sensible.

### § 3. — Action du cyanure de potassium sur la respiration.

Nous avons vu que SMYTHE (1932) a découvert une véritable action catalytique du cyanure de potassium sur l'oxydation du méthylglyoxal : la consommation d'oxygène est augmentée considérablement par le cyanure. Nous avons constaté le même phénomène sur une solution de dioxyacétone à 4% (tableau 22) pour laquelle, sous l'influence du cyanure de potassium, la consommation d'oxygène passe brusquement de 1 mm<sup>3</sup> en 15 minutes à 68 mm<sup>3</sup> pendant le même laps de temps. C'est une réaction explosive : après 45 minutes la quantité d'oxygène consommée en 15 minutes tombe à 17 mm<sup>3</sup> et s'y maintient pendant 2 heures.

On sait d'autre part que le cyanure de potassium forme un nitrile (ou plus exactement deux nitriles stéréoisomères) avec la dioxyacétone, comme avec tous les aldoses et cétooses, selon la réaction de KILIANI-FISCHER :



Si l'on ajoute du cyanure à une solution de dioxyacétone à 4 % de manière à obtenir une solution N/10 de cyanure, le cyanure se combine peu à peu à la dioxyacétone, comme l'indique le dosage du cyanure effectué de 15 en 15 minutes, la disparition se fait rapidement d'abord, moins vite ensuite : en 4 heures, tout le cyanure a disparu (expérience faite sur 20 cc<sup>3</sup>).

Les deux phénomènes : catalyse de l'oxydation de la dioxyacétone, formation d'un nitrile semblent coexister. Le second expliquant la disparition du cyanure, le premier l'augmentation de la consommation d'oxygène.

Nous avons cherché à savoir si l'augmentation de la consommation d'oxygène par les zooglées de *B. xylinum* était uniquement due à la présence de dioxyacétone (la bactérie ayant poussé sur glycérol, il y a de la dioxyacétone dans le milieu de culture) et dans ce but nous avons mesuré l'oxygène consommé par des zooglées de

plus en plus lavées. Il ressort du tableau 24 que plus la zooglée est lavée et plus le phénomène est court.

Les zooglées dites « peu lavées » sont lavées comme des zooglées ordinaires, c'est-à-dire jusqu'à ce que les eaux de lavage n'entraînent plus de dioxyacétone, mais les zooglées elles-mêmes donnent encore la réaction. Les zooglées « très lavées » ne donnent qu'une très faible réaction : quant aux zooglées « parfaitement lavées » elles ne contiennent absolument aucune trace de dioxyacétone.

Il semble bien, d'après le tableau 22, que KCN augmente séparément et simultanément la consommation d'oxygène de la zooglée et de la dioxyacétone. Dans le cas de la zooglée seule, le phénomène quoique très prononcé est court : en 30 minutes, il est à peu près terminé. Dans le cas de la dioxyacétone seule, il est moins violent mais plus long. Les deux excitations semblent pouvoir s'ajouter ou au moins coexister : en effet, les quantités totales d'oxygène consommées en 2 heures 15 par les trois premières zooglées, 524 mm<sup>3</sup>, 443 mm<sup>3</sup>, 406 mm<sup>3</sup>, sont peu éloignées de la somme des deux autres : 233 + 238 = 471 mm<sup>3</sup>.

Tableau 22.

ACTION DU CYANURE DE POTASSIUM A LA CONCENTRATION  
N/10 SUR DES ZOOGLÉES PLUS OU MOINS LAVÉES  
ET SUR LA DIOXYACETONE PURE  
Consommation d'oxygène en millimètres cubes.

Tampon acide citrique et soude.

pH : 6

Expérience du 28/1/33.

T° = 25

Age de la zooglée : 11 jours.

	ZOOGLÉES											
	PEU LAVÉES		TRÈS LAVÉES		TRÈS LAVÉES		PARFAITEMENT		DIOXYACÉTONE PURE 4 %			
Avant	3,5		3,2		2,7		2,2		1			
Après	I.	T.	I.	T.	I.	T.	I.	T.	I.	T.		
15'	115	115	169	169	101	101	147	147	68	68		
30'	81	196	98	267	80	181	49	196	23	91		
45'	69	265	53	320	58	239	6	202	17	108		
1 h.	69	334	38	358	43	282	5	207	20	128		
1 h. 15	61	395	24	382	39	321	5	212	20	148		
1 h. 30	60	455	19	401	25	346	6	218	38	186		
1 h. 45	27	472	15	416	22	368	5	223	17	201		
2 h.	26	498	15	431	19	387	5	228	18	221		
2 h. 15	26	524	12	443	19	406	5	233	18	238		

(I) Consommation d'oxygène en mm<sup>3</sup> pour 15 minutes.(T) Consommation totale d'oxygène en mm<sup>3</sup> de 15 en 15'

Il est évident que la concentration en dioxyacétone dans les trois suspensions bactériennes considérées est cependant bien inférieure à 4 %, le poids frais de zooglées utilisé étant environ 10 mg pour 100 mm<sup>3</sup> de solution et la quantité de dioxyacétone ne pouvant même après lavage sommaire dépasser le 1/10 du poids total, la quantité de dioxyacétone est au grand maximum de 1 % dans la première suspension et de 0,1 % dans les deux autres.

Nous avons étudié l'action couplée de dioxyacétone et de cyanure de potassium : à des zooglées très lavées, complètement débarrassées de toute trace de dioxyacétone, nous avons ajouté :

*A)* aux unes, d'abord du cyanure de potassium à N/10, puis de la dioxyacétone.

*B)* aux autres, d'abord de la dioxyacétone puis du cyanure.

L'addition du cyanure de potassium augmente notablement la consommation d'oxygène, l'addition de dioxyacétone l'élève moins, comme l'indiquent les résultats du tableau ci-après:

Tableau 23

## ACTION COUPLÉE DU CYANURE DE POTASSIUM ET DE LA DIOXYACÉTONE

Tampon acide citrique et soude.

100 I<sub>0</sub><sup>2</sup> à T = 25°

pH 6

Expérience du 30/1/33

Age de la zooglée : 13 jours.

AVANT		+ CYANURE DE POTASSIUM			+ DIOXYACÉTONE	
		APRÈS 15'	APRÈS 30'	+ DIOXYACÉTONE APRÈS 15'	APRÈS 15'	+ KCN APRÈS 30'
A	56	1.888	848	1.088		
A	48	2.096	820	1.302		
A	46					
B	32				256	2.096
B	44				128	544

Pour être absolument certain que le phénomène puisse avoir lieu en absence de dioxyacétone, nous avons fait agir le cyanure de potassium sur des zooglées qui avaient poussé sur glucose, et ne pouvaient contenir par conséquent que du glucose et de l'acide glucuronique, il n'y avait certainement pas d'acide oxygluconique, car les zooglées choisies étaient jeunes (10 jours) et l'on sait que l'acide

gluconique ne s'oxyde qu'après la transformation complète du glucose en acide gluconique (d'autant plus qu'il restait du glucose).

Ces zooglées furent bien et très bien lavées, elles respiraient peu et l'addition de cyanure de potassium a notablement élevé la consommation d'oxygène, comme l'indique le tableau ci-dessous :

Tableau 24

ACTION DU CYANURE DE POTASSIUM A LA CONCENTRATION  
N/10 SUR MILIEU SANS ALIMENT

Tampon acide citrique et soude  
pH 6

100  $I_0^2$  à T : 25°

**Expériences des 10 et 11/2/33**  
**Zooglées âgées de 11 jours.**

Avant .....	Zooglée très bien lavée	A	64
	—      bien lavée	B	128
	—      —	C	160
Après .....	—	A	544
	—	B	334
	—	C	480

Cette augmentation de la consommation d'oxygène des zooglées de *B. xylinum* est corrélative de la vie de la bactérie, en effet des zooglées tuées par ébullition pendant 3 minutes (ne respirant évidemment plus, ou à peine 1 ou 2 mm<sup>3</sup> par heure) ne consomment pas davantage d'oxygène par l'addition de KCN.

Les deux phénomènes semblent donc absolument distincts le premier étant lié à la présence dans la molécule vivante d'un composé oxydable sous l'influence de KCN.

Que devient le cyanure de potassium responsable de l'élévation de  $I_{\text{p}^2}$ ? Nous savons qu'il forme avec la dioxyacétone un nitrile en C<sup>4</sup>, la disparition du cyanure pour les concentrations utilisées étant à peu près complète en 4 heures. D'autre part une solution de cyanure de potassium abandonnée à l'air et fréquemment agitée ne change guère de titre pendant les premières heures, mais s'oxyde à peu près complètement en 24 heures.

Mais que se passe-t-il dans le cas où le cyanure de potassium est en présence d'une zooglée absolument débarrassée de toute trace de dioxyacétone ? Il disparaît également, mais moitié moins vite que sur la dioxyacétone.

Dans les récipients manomériques, en cours d'expérience, le cyanure disparaît également (tableau 25). Pendant le premier quart d'heure le 1/6 du KCN disparaît, au bout d'une heure 2/6 de KCN ont disparu, au bout de 3 heures 3/6 manquent, soit la moitié du cyanure introduit. Ceci est absolument normal d'après l'action de KCN sur une zooglée entière. Le dosage après 4 heures ne signifie pas grand chose puisque même seul à l'air KCN s'oxyde.

La chute de l'augmentation de la consommation d'oxygène n'est pas due à la diminution de concentration en KCN, puisque l'addition d'une nouvelle quantité de cyanure de potassium ne modifie aucunement la consommation d'oxygène quel que soit le moment auquel on l'effectue : 15 minutes après la première introduction de cyanure, une, deux ou même trois heures après.

Tableau 25.

ACTION DU CYANURE DE POTASSIUM A LA CONCENTRATION  
N/10 SUR MILIEUX SANS ALIMENT

Concentration en aliment : 0                            100 I<sub>0</sub><sup>2</sup> à T = 25°  
Tampon acide citrique et soude pH : 6  
Expérience du 26/1/33  
Age de la zooglée : 10 jours.

	Avant	51,2	48	44	KCN disparu
Après	15'	2.128	1.600	1.440	1/6
	30'	1.712	1.296	1.360	
	45'	1.432	856	1.112	
	1 h.	1.024	696	696	
	1 h. 15	768	576	656	
	1 h. 30	512	384	384	
	1 h. 45	336	432	608	
	2 h.	272	416	608	
	2 h. 15	272	272	432	
	2 h. 30	240	304	480	
	2 h. 45	240	256	288	
	3 h.	240	184	288	3/6
	18 h.	48			

Nous n'avons envisagé jusqu'à présent que des concentrations élevées en KCN : N/10. N/100 a également une action excitatrice sur la consommation d'oxygène par la zooglée de *B. xylinum*, mais

Tableau 26.

## ACTION DU CYANURE DE POTASSIUM A DIFFÉRENTES CONCENTRATIONS SUR MILIEUX SANS ALIMENT.

pH: 6

$$100 I_0^2 \text{ at } T = 25$$

TAMON AGE DES ZOOGLÉES.	DATES DES EXPÉRIENCES											
	11 / 1 / 33 PHOSPHATE				25 / 1 / 33 PHOSPHATE				16 / 12 / 32 CITRATE			
	13 JOURS				10 JOUR				13 JOURS			
	avant KCN = 0	1 <sup>re</sup> heure	18 H. après		avant KCN = 0	1 <sup>re</sup> heure	18 H. après		avant KCN = 0	1 <sup>re</sup> heure	3 <sup>e</sup> heure	
Témoin (KCN = 0)	47	47	40		43	43	43		45	45	45	
N / 10 .....	44	3080	20		47	1680	28		42	2360	136	
N / 10 <sup>2</sup> .....	48	600	18		39	720	26		39	840	36	
N / 10 <sup>3</sup> .....	51	56	26		40	40	39		44	40	40	
N / 10 <sup>4</sup> .....	48	47	50		46	47	44		44	44	41	
N / 10 <sup>5</sup> .....	39	39	35		43	43	40		47	44	44	
N / 10 <sup>6</sup> .....	15	40	44		46	45	43		44	44	42	

Tableau 27.

## ACTION DU CYANURE DE POTASSIUM A LA CONCENTRATION N/10 SUR MILIEUX SANS ALIMENT

Consommation d'oxygène en mm<sup>3</sup> pour 25 mg. de zoogée sèche.  
Tampon acide citrique et soude. pH : 6.

## Expérience du 26/1/33

Age de la zooglée : 10 jours

Age de la zoogée : 16 jours.

		Pour 15 minutes			Totale	
	Avant	3,2	3	2,7		
Après	15'	.....	133	100	90	133
—	30'	.....	108	81	85	241
—	45'	.....	88	66	72	329
—	1 h.	.....	59	44	56	378
—	1 h. 15	.....	48	36	41	426
—	1 h. 30	.....	32	24	24	458
—	1 h. 45	.....	26	27	38	484
—	2 h.	.....	17	26	38	501
—	2 h. 15	.....	10	17	27	518
—	2 h. 30	.....	15	18	30	533
—	2 h. 45	.....	15	16	18	548
—	3 h.	.....	15	16	18	563
—	18 h.	.....	3			482
						537

une action plus faible que KCN N/10 ; les concentrations inférieures n'ont absolument aucun effet, ni au bout d'une heure, ni après 18 heures. (Tableau 26)

Il ressort de plus du tableau 26 qu'en général l'action du cyanure aux concentrations N/10 et N/100 est nulle après 18 heures.

La réaction a une forme explosive, maximum dès l'addition de KCN, elle est à peu près terminée en 3 heures, nulle après 18 heures (tableau 27). On voit également que les quantités d'oxygène consommées en 3 heures sont peu différentes même quand les expériences étaient au début très différentes.

Tableau 28.

ACTION DU CYANURE DE POTASSIUM A LA CONCENTRATION  
N/10 SUR LES ALCOOLS

Concentration en aliment : 4 %

100 I<sub>0</sub><sup>2</sup> à T = 25°

Tampon acide citrique et soude

Age des zooglées : 13 jours.

pH	DATES DES EXPÉRIENCES					
	9 / 12 / 32			12 / 12 / 32		
	AVANT KCN = 0	6,2	18 H. APRÈS	AVANT KCN = 0	6,5	18 H. APRÈS
ALIMENT						
Témoin (KCN = 0)	52	52	52	48	40	40
Alcool méthylique	74	772	142	47	1140	80
— éthylique	232	1096	142	159	1136	138
— propylique	144	2440	144	73	1280	70
— butylique	28	1220	106	22	560	53
— amylique	22	1160	106	12	640	38

O. WARBURG, EMERSON, L. GENEVOIS, WATANABE ont trouvé que KCN augmentait un peu la respiration de la *Chlorella* en milieu minéral, mais en milieu minéral seulement.

Il n'en est pas de même dans le cas de *B. xylinum*; non seulement l'augmentation est considérable, mais elle n'est pas limitée au milieu minéral et a lieu en présence de n'importe quel aliment ordinaire de la bactérie :

alcool simple, (tableau 28) polyalcool, (tableau 29) ose ou oside (tableau 30). On voit de plus que cette augmentation est pro-

Tableau 29.

ACTION DU CYANURE DE POTASSIUM A LA CONCENTRATION  
N/10 SUR DIVERS ALIMENTSConcentration en aliment : 4 %  
Tampon acide citrique et soude100  $I_0^2$  à T = 25°

pH. AGE DES ZOOGLÉES	DATES DES EXPÉRIENCES							
	13/12/32				26/1/33			
	6,2 16 JOURS		6 11 JOURS		1 <sup>e</sup> HEURE		18 <sup>e</sup> HEURE	
ALIMENT	KCN = 0	KCN = N/10	KCN = 0	KCN = N/10	KCN = 0	KCN = N/10	KCN = 0	KCN = N/10
Sans alim...	47	472	10	21	40	480	42	31
Glycérol ..	192	712		96	199	712		48
Erythritol ..	102	1124		19	188	804		29
Mannitol ..	112	680			132	680		26
Dulcitol....	28	520		28	68	520		20

Tableau 30.

ACTION DU CYANURE DE POTASSIUM A LA CONCENTRATION  
N /10 SUR DIVERS ALIMENTS.Concentration en aliment : 4 %.  
Tampon acide citrique et soude.

Ph AGE DE LA ZOOGLÉE	DATE 27/1/33		
	6 13 JOURS		
	KCN = 0 1 <sup>e</sup> HEURE	KCN = N/10 1 <sup>e</sup> HEURE	
ALIMENT			
Sans aliment.....	40		1.620
Arabinose.....	32		1.680
Glucose.....	156		2.208
Maltose.....	36		1.148
Lactose .....	28		663

portionnellement la même quelle que soit l'influence du milieu sur la valeur absolue de la consommation d'oxygène en milieu normal (sans KCN). Dans quelques cas l'action excitatrice persiste au-delà

de 18 heures, (alcools tableau 28) alors que nous l'avons vue terminée après ce laps de temps dans le cas des milieux sans aliment.

#### *Conclusions.*

L'action du KCN sur la consommation d'oxygène par *B. xylinum* ne peut guère être interprétée comme une modification physiologique de la respiration, mais doit, sans aucun doute, être interprétée comme un phénomène chimique d'oxydation catalysée par KCN :

1<sup>o</sup> — L'augmentation de la vitesse de consommation d'oxygène n'est pas constante en fonction du temps. Enorme au début, elle disparaît au bout de quelques heures. Il y a un « coup de feu » à la consommation d'oxygène.

2<sup>o</sup> — La quantité totale d'oxygène consommée en surplus dépend de la manière dont la zooglée a été lavée avant l'expérience. Elle est d'autant plus grande que la zooglée possède à sa disposition plus de dioxyacétone ou un corps analogue.

3<sup>o</sup> — Des traces de KCN ne suffisent pas ; il faut des concentrations N/10 ou N/100 pour le mettre en évidence.

4<sup>o</sup> — KCN disparaît au cours du phénomène, sans que l'on puisse mettre en évidence des produits d'oxydation de KCN, ni une relation quantitative de O<sub>2</sub> consommé et KCN disparu. KCN est consommé en quantité beaucoup plus considérable qu'il n'est consommé d'oxygène : pour 4 à 5 molécules d'oxygène consommées pendant le premier quart d'heure, il y a 35 à 40 molécules de KCN qui disparaissent.

Tout se passe comme s'il se formait, au cours de l'expérience, des composés intermédiaires entre la dioxyacétone et la matière solide de la zooglée d'une part, KCN d'autre part, composés instables s'oxydant rapidement d'une manière irréversible. Les expériences de SMYTHE sur le méthylglyoxal et KCN nous ont fait connaître des faits analogues, uniques jusqu'ici.

#### **§ 4. — Action sur le potentiel d'oxydo-réduction.**

Le cyanure de potassium, même à de fortes concentrations, (N/10) n'inhibe pas le pouvoir-oxydo-réducteur de *B. xylinum*, il ralentit seulement la vitesse d'oxydo-réduction qui passe à environ la moitié de sa valeur.

## CHAPITRE VIII

### CONCLUSION

---

Deux faits nouveaux ont été mis en évidence sur *Bacterium xylinum*.

1<sup>o</sup> — Cette bactérie peut croître en anaérobiose, et former sa zooglée cellulosa, à condition que le milieu contienne un des alcools ou polyalcools qu'elle peut oxyder en aérobiose, et que le potentiel d'oxydoréduction du milieu soit maintenu, au moyen d'un colorant approprié à une valeur supérieure à  $rH^2 = 8$ .

2<sup>o</sup> — KCN augmente les oxydations de cette bactérie, fait à rapprocher de l'oxydation du méthylglyoxal en présence de KCN, découvert par SMYTHE (1932) ; l'oxydation de la dioxyacétone en solution minérale est également augmentée par la présence de KCN. Une zooglée bactérienne longuement lavée, dépourvue absolument de dioxyacétone, consomme plus d'oxygène (400 à 600 p. cent d'augmentation) que les témoins ; la zooglée tuée par ébullition ne présente plus ce phénomène. Il s'agit donc ici d'une catalyse d'oxydation d'un type encore absolument inconnu dans les cellules vivantes.

Les conditions de la respiration, de la croissance, des oxydoréductions de *B. xylinum*, ont été étudiées en détail, en fonction du milieu, du substrat organique. De nouveaux corps ont été étudiés : monoacétine du glycérol,  $\beta$  glucoheptitol sont des aliments pour la bactérie (respiration, croissance, oxydoréduction), di et triacétine du glycérol, méthyl et éthylglycol et leurs acétates sont inutilisables par la bactérie. De même, des inhibiteurs de la croissance ont été étudiés : divers bromacétates, et isosulfocyanates.

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- AUBEL ET GENEVOIS. — Phénomènes d'oxydo-réduction produits par la levure en anaérobiose. *P.-V. Soc. Sc. Phys. Bx.* **93**, 25 mars 1926 ;  
— Recherches sur la réduction de la thionine par diverses substances organiques, à l'abri de l'air et de la lumière. *C. R.* **184**, 94.1926.  
— Sur le potentiel d'oxydo-réduction de la levure de *Bacterium coli* et des milieux où croissent ces microorganismes. *C. R.* **184**, 1676. 1927.  
— Métabolisme cellulaire et métabolisme des tumeurs (Traduction de O. WARBURG «Stoffwechsel der Tumoren» 2 vol., Alcan 1928.  
— Etat actuel de la question des ferment. *Mémorial des sciences physiques*, Gauthier-Villars, 1928.  
— Sur la valeur du potentiel d'oxydo-réduction des cellules de levure. *Annales de la Brasserie*, **27**.87.1928.  
— Les oxydoréductions. *Revue générale de botanique*. **40**.1928.  
AUBEL, GENEVOIS et WURMSER. — Sur le potentiel apparent des solutions de sucres réducteurs. *C. R.* **184**, 407. 1927.  
AUBEL et WURMSER. — Sur l'utilisation de l'énergie libérée par les oxydations. *C. R.* **179**, 848. 1924.  
— Sur le potentiel d'oxydo-réduction des cellules de mammifères. *C. R. Soc. Biol.* **101**, 880.1929.  
AUSTIN. — Relations between rotary power and structure in the sugar group. XXVIII. The conversion of d  $\alpha$ -glucoheptose to a new ketose d  $\alpha$ -glucoheptulose. *Journ. Of Am. Chem. Soc.* **52**[3], 2106, 1930.  
BARRENSCHEN (H. K.) et BRAUN (Karl). — Untersuchungen, über die Glykolyse des Blutes. *Biochem. Z.* **231**, 144-172, 1930.  
BARRENSCHEN (H. K.), BRAUN (Karl) et MICKLOS DIEGUN. — Glykolyse, Remmung und Méthylglyoxalanhaüfung. *Biochem. Z.* **252**, 165-180, 1930.  
BERNHAUER (K.). — Die oxydativen Gärungen. *Berlin, Springer* 1932.  
BERNHAUER (K.) et SCHÖN. — *Hoppe-Zeyler* **177**, 107, 1928 ; **180**, 232, 1929.  
BERTHELOT. — Transformation de la mannite et de la glycérine en un sucre proprement dit. *Ann. Chimie et Phys.* **50** (3<sup>e</sup> série) 369, 1857.  
BERTHO (Alfred). — Die Essiggärung (Ergebnisse der Enzymforschung) Band 1. Akademische Verlagsgesellschaft Leipzig 1932.  
— Zur Kenntnis des Essigferments *Lieb.* *Ann.* **474**, 1, 1919.  
BERTHO (A.) et BASU (K. P.). — Die Bedeutung der Aldehyd Dismutation für die Essiggärung *Ibid.* **485**, 26, 1931.

BERTRAND (G.). — Préparation biochimique du sorbose. *C. R.* **122**. 900.1896. *Bulletin société chimique*, **15**. 627.1896.

— Action de la bactérie du sorbose sur les alcools plurivalents. *C. R.* **126**. 762.1898.

— Sur le produit d'oxydation de la glycérine par la bactérie du sorbose. *C. R.* **126**. 842.1898.

— Préparation biochimique de la dioxyacétone cristallisée. *C. R.* **126**. 984.1898.

— Action de la bactérie du sorbose sur le sucre de bois. *C. R.* **127**. 124.1898.

— Action de la bactérie du sorbose sur les sucres aldéhydiques. *C. R.* **127**. 728.1898. *P. V. Bull. Soc. chimique* [3] **19**. 947. 1898.

— Sur l'oxydation de l'érythrile par la bactérie du sorbose : production d'un nouveau sucre : l'érythrulose. *C. R.* **130**. 1330.1900.

— Sur l'hydrogénéation de l'érythrulose et la préparation d'une nouvelle érythrile, l'érythrile droite. *C. R.* **130**, 1472.1900.

— Sur une ancienne expérience de M. BERTHELOT relative à la transformation de la glycérine en sucre par le tissu testiculaire. *Bull. Soc. Chimique* [3] **27**. 79.1902.

— Sur un nouveau sucre des baies de sorbier. *C. R.* **139**. 802.1904.

— Sur la synthèse et la nature chimique de la sorbiérite. *C. R.* **139**. 983.1904.

— La bactérie du sorbose. Thèse de Doctorat-ès-sciences physiques. Paris Gauthier-Villars. 1904. *Ann. de chimie et physique* [8] **3**, 181.1904.

— Un nouveau sucre cristallisé, le perséulose à 7 atomes de carbone. *C. R.* **147**. 201.1908.

— Sur la constitution du perséulose. *C. R.* **149**. 225.1909.

BERTRAND (G.) et NITZBERG (G.). — Préparation par la Bactérie du sorbose d'un nouveau sucre réducteur à 7 atomes de carbone. *C. R.* **186**. 925.1928. *Bull. Soc. chimique*, **43**. 663.1928.

— La fonction cétonique de l' $\alpha$  glucoheptulose. *C. R.* **186**. 1172. 1928.

— Sur l' $\alpha$  glucoheptulite. *C. R.* **186**. 1173.1928.

— Sur l' $\alpha$  glucoheptulose et l' $\alpha$  glucoheptulite. *Bull. Soc. chimique*, **43**. 1019.1928.

BERTRAND (G.) et Mme ROSENBLATT. — Action de la chloropicroine sur quelques fermentations bactériennes. *C. R.* **170**. 1468.1920.

BERTRAND (G.) et SAZERAC (R.). — Sur une différenciation biochimique de deux principaux ferment du vinaigre. *C. R.* **132**. 1504.1901.

— Activation de la fermentation acétique par les sels de Manganèse. *C. R.* **157**. 149.1913.

BIERNACKI. — Ueber die Eigenschaft der Antiseptica, die Alcoholfärbung zu beschleunigen und über gewisse Abhängigkeit ihrer Kraft von der chemischen Baustuktur der Ferment menge und die Vereinigung mit einander. *Pflüger's Archiv*. **49**. 112. 1891 (*Archiv für Physiologie*).

BOUTROUX. — Sur la fermentation acide du glucose. *C. R.* **102**. 924.1886.

- Sur l'oxydation du glucose par les microbes. *Ann. Inst. Pasteur*, p. 309, 1888.
- Sur les produits d'oxydation de l'acide oxygluconique. *C. R.* **127**, 1224, 1898.
- BRISOU (J.). — Action de divers dérivés halogénés sur la fermentation lactique des tissus animaux normaux et cancéreux, *in vitro* et *in vivo*. *C. R. Soc. Biol.* **112**, 1391, 1933.
- BROWN (A.J.). — On an acetic ferment which forms cellulose. *J. Chem. Soc.* **49**, 432, 1886.
- BROWNE (C. A.). — *J. Am. Chem. Soc.* **28**, 463-468, 1906.
- CANNAN, COHEN (B.) et CLARK (W. MANSFIELD). — Studies on oxidation-reduction. X. Reduction potential in cell suspensions. *U. S. Pub. Health Reps., Supp.* N°55. 1926.
- CAYROL (P.) Action de divers dérivés halogénés sur la fermentation alcoolique *C. R.* **193**, 446, 1931.
- CAYROL (P.) et GENEVOIS (L.). — Inhibition spécifique de la fermentation alcoolique des cellules de levures, sans arrêt ni de la respiration, ni de la réaction de Pasteur-Meyerhof, ni de la croissance. *C. R.* **192**, 1494, 1931.
- Sur l'inhibition de la fermentation alcoolique par divers dérivés bromés ou non. *Procès-verbaux Soc. Sc. Phys. Bx.* 7 décembre 1931.
- CHAPHEAU (Marc) Sur la respiration des hématies du Siponcle. *Bull. Soc. Biol. Arcachon.* **25**, 157, 1928.
- Action des colorants vitaux sur la respiration des hématies du Siponcle. *Bull. Soc. Biol.* **27**, 29-35 et 210-220, 1930.
- Recherches sur le métabolisme cellulaire de quelques Invertébrés marins. *Thèse*, Bordeaux, Cadoret, 1932.
- CLARK (W. M.) et ses collaborateurs. — Studies on oxydation-reduction. *Public Health Reports* 1923, 1925, 1926.
- CLARK (W. M.). — The determination of Hydrogen Ions. Baltimore. Williams and Wilkins, 3<sup>rd</sup> ed. 1928.
- COHEN (R.) CHAMBERS (R.) et REZNICKOFF (P.). — Intracellular oxidation reduction studies. I. Reduction potential of *Amoeba dubia* by micro-injection of indicators. *Journ. of. Gen. Physiol.* **11**, 585, 1928.
- CORBIÈRE (J.). — Purification du mercure. *Bulletin Soc. chim.* **47**, 331, 1930.
- COZIC (Marguerite). — Epimérisation de la lactone  $\alpha$ -glucoheptique en lactone  $\beta$  glucoheptonique. Diplôme d'études supérieures Paris. Vinck, 1932.
- Inhibition de la croissance et de la respiration de *B. xylinum* par divers dérivés halogénés. *C. R. Soc. Biol.* **112**, 1387, 1933. *Ann. de Brasserie et distillerie*, **31**, 131, 1933.
- Oxydations et réductions déterminées par *Acetobacter xylinum* *C. R.* **196**, 1740, 1933.
- DUCLAUX (Emile). — *Traité de microbiologie*. Paris, Masson 1901.
- EMERSON. — The effect of certain respiratory inhibitors on the respiration of *Chlorella*. *Journ. gen. physiol.* **10**, 469-77, 1927.
- EMMERLING. — Zur Kenntnis des Sorbose-Bacteriums. *B. (1)* **32**, 541, 1899.

(1) *B.* signifie *Ber. des chemisc. Gesell.*

FERNBACH (Auguste). — Sur la dégradation biologique des hydrates de carbone. *C. R.* **151**. 1004. 1910.

FISCHER (Emile). — Reduction von Saüren der Zuckergruppe. *B.* **22**. 2204. 1889.

— Synthese der Mannose und Lävulose. *B.* **23**. 370. 1890. [1]

— Synthese der Traubenzuckers. *B.* **23**. 799. 1890. [2]

— Reduction der Saüren der Zuckergruppe. II. *B.* **23**. 930. 1890. [3]

— Synthesen in der Zuckergruppe. *B.* **23**. 2114. 1890. [4]

— Ueber die optischen Isomeren des Traubenzuckers, des Gluconsäure und der Zuckersäure. *B.* **23**. 2611. 1890. [5]

— Ueber Kohlenstoffreichere Zuckerarten aus Galactose. *A.* (1). **270**. 64. 1892.

— Ueber zwei neue Hexite und die Verbindungen der mehrwertigen Alkohole mit Bittermandelöl. *B.* **27**. 1524. 1894.

— Ueber Kolenstoffreichere Zuckerarten aus Galactose. *A.* **288**. 139. 1895. [1].

— Ueber dir Verbindungen der Zucker mit Alkoholen und Ketonen. *B.* **28**. 1145. 1895. [2]

FISCHER (E.) et FAY. — Über Idonsäure, Idose, Idit und Idozuckersäure. *B.* **28**. 1975. 1895.

FISCHER (E.) et PASSMORE. — Ueber Kohlenstoffreichere Zuckerarten aus d-Mannose. *B.* **23**. 2226. 1890.

FISCHER (E.) et PILOTY. — Ueber Kohlenstoffreichere Zuckerarten aus Rhamnose. *B.* **23**. 3102. 1890.

FISCHER (E.) et STAHEL. — Zur Kenntnis der Xylose. *B.* **24** 528. 1891.

FOERSTER (F.). — Elektrochemie wässriger Lösungen 2<sup>e</sup> éd. Leipzig, Barth, 1915.

FREMY et URBAIN. — Etudes chimiques sur le squelette des végétaux. *C. R.* **93**. 126. 1881.

FROMAGEOT (Cl.). — Contribution à l'étude physicochimique du métabolisme. *Journ. chimie physique.* **24**. 513. 623. 1927.

GENEVOIS (L.). — Über Atmung und Gärung in grünen Planzen. *Bioch. Z.* **186**. 461-473. 1927. *id.* **191**. 147-157. 1927.

— Coloration vitale et respiration. *Protoplasma.* **4**. 67. 1928.

— Sur la fermentation et la respiration chez les végétaux chlorophylliens. *Revue générale de botanique.* **40**. 13. 1928.

— Les variations de l'intensité respiratoire et de l'intensité de fermentation dans les tissus du pois. *C. R.* **188**. 1338. 1929.

— Métabolisme et fonction des cellules. Masson et C<sup>ie</sup> 1931.

GENEVOIS (L.) et CAYROL (P.). — Inhibition spécifique de la fermentation alcoolique des cellules de levures sans arrêt ni de la respiration, ni de la réaction de Pasteur-Meyerhof, ni de la croissance. *C. R.* **192**. 1494. 1931.

— Sur l'inhibition de la fermentation alcoolique par divers dérivés, bromés ou non. *Procès verbaux Soc. Sc. Phys.* Bx. 7 décembre 1931.

GENEVOIS (L.) CAYROL (P.) et NICOLAIEFF (T.). — Action de

(1) A signifie *Liebig. Ann.*

divers dérivés halogénés sur la cellule des champignons inférieurs (levures et moisissures). *C. R. Soc. Biol.* **112**.1382.1933.

GENEVOIS (L.) et KIRRMANN (A.). — Action des aldéhydes et des cétones halogénées sur les cellules de levures. *C. R. Soc. Biol.* **112**.1383. 1933.

GENEVOIS (L.) et NICOLAIEFF (T.). — Sur l'inhibition de la fermentation lactique bactérienne par les acides aliphatiques halogénés en z. *C. R.* **194**.1270.1932.

— Action de divers dérivés halogénés sur la fermentation lactique bactérienne. *C. R. Soc. Biol.* **112**. 1385.1933.

GILLESPIE. — Reduction potentials of bacterial cultures and of water-logged soils. *Soil S.* **9**.199.1920.

GLASER et ZUCKERMANN. — Ueber Heptoside. *Zeit. f. phys.* **166**.103.1927.

— Ueber Hydrazinverbindungen der  $\alpha$  glucoheptose. *Zeit. f. phys.* **167**. 37. 1927.

HAEHN (Hugo). — *Deut. essig. ind.* **33**.385.1929.

HAEN (Hugo) et ENGEL (Margot). — Ueber die Bildung von Milchsäure durch *Bacterium xylinum*. *Zent. für Paras. und infections Krankheiten.* **79**.182.1929.

HAWORTH (W. N.). — La détermination de la structure des hydrates de carbone. *Bull. Soc. chimique [4]*. **45**.1.1929.

— The constitution of sugars. Arnold and Co London 1929.

— Ring structure in the mono di and polysaccharides. Conférence de l'union internationale de chimie. 1930.

HENNEBERG. — Beitrag zur Kenntnis der Essigbakterien. *Centralblatt für Bak.* 2<sup>te</sup> abth. **3**. 223. 1897.

— Weitere Untersuchungen über Essigbakterien. *id.* **4**. 145. 1898.

— Handbuch der Gärungsbakteriologie. Berlin. Paul Parey 1926.

HERMANN (Siegwart). — Über die sogenannte «Kombucha» I. *Bioch. Z.* **192**.176.1928.

— Id. II. *Bioch. Z.* **192**.188.1928.

— Über die sogenannte Kombucha. *Bioch.Z.* **214**.357.1929.

HERMANN (Siegwart) et NEUSCHUL (Paul). — Zur Biochemie der Essigbakterien zugleich ein Vorschlag für eine neue Systematik. *Bioch.Z.* **233**.129-216.1931.

HOSOYA (S.) et KUROYA (M.). — Water-soluble vitamin and bacterial growth. *Sc. Reps. Govt. Ins. Inf. Dis. Tokyo.* **2**. 233. 1923.

HOUBEN et WOLLENWEBER. — Hexylresorcin und Phenyl-äthylresorcin gegen Pflanzenpathogen Pilze. *Bioch. Z.* **204**.448.1926.

HUDSON. — A relation between the chemical constitution and the optical rotary power of the sugar lactones. *Journ. Am. chem. Soc.* **32**. 338. 1910.

— Correlation of optical rotary power and structure in the sugar group. Conférence de l'union internationale de chimie 1930.

IWATSURU (Ryuzo). — Ueber die Vergärung der  $\alpha$  ketoglutaräure durch das *Bacterium xylinum*. *Biochem. Z.* **168**. 34. 1926.

KHOUVINE (Y.). — Synthèse de la cellulose par *A. xylinum* à partir de la mannite et de la sorbite. *C. R.* **196**.1144,1933.

KHOUVINE (Y.), CHAMPETIER (G.) et SUTRA (R.). — Etude aux rayons X de la cellulose d'*Acetobacter xylinum*. *C.R.* **194**. 208. 1932.

KERMACK (W. O.), LAMBIE (C. G.) et SLATER (R. H.). — LXIII Studies in carbohydrate metabolism. I. The utilisation of dihydroxyacetone by the animal body and a method for its estimation. *Biol. Journ.* **20**. 186. 1926.

KILIANI. — Ueber das Cyanhydrin der Lävulose.

*Berichte d. chem. Gesell.* **18**. 3066. 1885.

— *Ibid.* **19**. 221. 1886.

— Ueber die Einwirkung von Blausäure auf Galaktose.

*Ibid.* **21**. 915. 1888.

KLING (A.). — Oxydations biochimiques du propylglycol. *C. R.* **128**. 244. 1899. *Ibid.* **129**. 1252. 1899.

— Oxydation du propylglycol par le *Mycoderma aceti*. *C. R.* **133**. 231. 1901.

— Sur le méthyl-acétylcarbinol. *Ibid.* **140**. 1456. 1905.

— Contribution à l'étude des alcools cétoniques. *Ann. de Chimie et de Physique*, 8<sup>e</sup> série, 5. 471. 1905.

KLUYVER (A. S.). — The chemical activities of microorganisms. University of London press, 1931.

KLUYVER et LEEW. — Acetobacter suboxydans een Meerkwadige azynzumbacterie (une bactérie remarquable). *Tysdchr. Geneesk.* **10**. 170. 1924. *Bul. I. Pasteur.* **22**. 736. 1924.

KOLB (L.). — Ueber die Einwirkung verdünnter Lösung von Bariumhydroxyd und anderer Hydroxyde auf Maltose. *Bioch. Z.* **63**. 1. 1914.

LEVENE et JACOBS. — Über die Hexosen aus der d-Ribose. *Berichte d. chem. Gesell.* **43**. 3141. 1910.

LIPSCHITZ (W.) et HERTWIG (G.). — Erhaltung der Funktionen aerober Zellen bei Ersatz des freien Sauerstoffs durch chemisch gebundenen « Pseudo anoxybiose » Versuche an Spermatozen. *Pflügers Archiv.* **191**. 51. 1921.

LOBRY DE BRUYN (C. A.) Action des alcalis dilués sur les hydrates de carbone. I. *Rec. Trav. chim. des Pays-Bas*, **14**. 156. 1895.

LOBRY DE BRUYN (C. A.) et VAN EKENSTEIN (Alberda). — Action des alcalis sur les sucres, II. Transformation réciproque des uns dans les autres des sucres, glucose, fructose, mannose. *Ibid.* **14**. 203. 1895.

— Action des alcalis sur les sucres III. Transformation des sucres sous l'influence de l'hydroxyde de plomb. *Ibid.* **15**. 92. 1896.

— Action des alcalis sur les sucres IV. Remarques générales. V. Transformation de la galactose. Les tagatoses et galtooses. VI. La glucose et pseudo-fructose. *Ibid.* **16**. 257. 262. 274. 1897.

LUND. — Quantitative studies on intracellular respiration. I. Relations of oxygen concentration and the rate of intracellular oxydation in *Paramecium caudatum*. *Ann. J. Physiol.* **45**. 351-365. 1918.

MAQUENNE. — Sur l'acide galactosecarbonique. *C. R.* **106**. 286. 1888.

MARCOFF (W.) et ZLATAROFF. — Morphologie et biochimie du

« champignon japonais ». *Annuaire de l'Univers. de Sojia.* Faculté physico-mathématique. 21 et 22, Livre II (Chimie) 1926.

MAYER-REICH (N.). — Action de l'oxygène sur les glucides évolués à l'abri de l'air. *C. R.* 196, 1337. 1933.

MEUNIER (J.). — Sur les composés que la mannite et la sorbite forment avec les aldéhydes. *Ann. Chimie et Physique* [6] 22. 412. 1891.

MEYERHOF (O.). — Chimie de la contraction musculaire. Traduction française par L. GENEVOIS. Delmas, Bordeaux, 1932.

MICHAELIS (J.). — Oxydations-Réductions-Potentielle. Springer, Berlin, 1929.

MOLINARI (E.). — Über die biochemische Dismutation nebst Untersuchungen über die Essiggärung. *Biochem. Z.* 216. 187. 1929.

NEF (J. U.). — Dissociations vorgänge in der Zuckergruppe. I. Ueber das Verhalten der Zuckerarten gegen die Fehling'sche Lösung sowie gegen andere Oxydationsmittel. *Ann. L.* 357. 214. 1907.

— II. Ueber das Verhalten der Zuckerarten gegen Altralkalien. *Ibid.* 376. 1. 1910.

NEUBERG (C.) et NORD (Ef.). — Anwendungen der Abfangsmethode auf die Bakterien-gärungen II. Festlegung der Aldehydstufe bei der Essiggärung. *Biochem. Z.* 96. 158. 1919.

NEUBERG (C.) et MOLINARI (E.). — Über den Verlauf der Essiggärung. *Naturw.* 14. 758. 1928.

NEUBERG (C.) et RINGER. — I. Die Bernsteinsäure gärung der  $\alpha$  ketoglutarsäure. *Biochem. Z.* 71. 226. 1915.

— II. Die Enststehung von Bernsteinsäure beider Fäulnis von  $\alpha$  ketogentarsäure. *Ibid.* 71. 237. 1915.

NEUBERG (C.) et SIMON (E.). — Beitrage zur Biochemie des Asymmetrie Problem (Asymmetrische Dismutation). *Biochem. Z.* 179. 443. 1926.

NEUBERG (C.) et WINDISCH. — Ueber die Essiggärung und die chemischen Leistungen der Essigbakterien. *Ibid.* 166. 454. 1925.

NEUBERG (Irène). — Untersuchungen in der 3-Kohlenstofffreie und Gewinnung von Zuckern aus ihren Hydrazonen. *Ibid.* 255. 1932.

NITZBERG. — Contribution à l'étude des sucres à 7 atomes de carbone. Thèse Paris, 1928.

OSTERWALDEN. — Milchsäure bildung durch Essibakterien. *Zentralblatt f. Bak. und Parasitenkunde.* Abt. II. 37. 353. 1913.

PALLADINE (W.), HÜBBENET (E.) et KORSAKOW (M.). — Ueber die wirkung von Methylenblau auf die Atmung und die Alkoholisch Gärung lebender und abgetöter Pflanzen. *Bioch. Z.* 35. 1. 1911,

PEIRCE. — The configuration of some of the higher monosaccharides. *J. Biol. chem.* 23. 327. 1915.

PELOUZE. — Sur une nouvelle matière sucrée extraite des baies de sorbier. *A. Ch.* [3] 35. 22. 1852. *C. R.* 34. 377. 1852.

PHILIPPE. — Recherches sur les matières sucrées supérieures dérivées du glucose. *Ann. chimie et physique* [8] 26. 289-418. 1912.

— Thèse de doctorat ès-sciences physiques. Gauthier-Villars, Paris, 1912.

QUASTEL (Juda Hirsch). — L'étude des bactéries non proliférantes. *Bull. Soc. Biol.* 10. 1282. 1928.

— Quelques travaux récents sur les actions chimiques des bactéries, leur relation avec les problèmes de fermentation. *Ann. de brasserie et distillerie.* **10**.12.1928.

— Reduction potential energy exchange and cell growth. Experiments with *B. coli*. *Bioch. journ.* **23**.115-137.1929.

— Bacterial metabolism. (Ergebnisse der Enzymforschung 1 Band) Akademische verlagsgesellschaft. Leipzig 1932.

QUASTEL (J.-H.) et WOOLDRIDGE (W. R.). — The effects of chemical and physical changes in environment of resting bacteria. *Biochem. J.* **21**.148.1927.

— Experiments on bacteria in relation to the mechanism of enzyme action. *Bioch. J.* **21**.1224. 1927.

QUÉRÉ (H.). — L'oxydation des alcools par les ferment acétiques, considérée comme une forme de la respiration cellulaire. *C. R.* **192**. 1494.1931.

— Inhibition de la croissance et du métabolisme chez les ferment acétiques. *C. R. Soc. biol.* **110**.958.1932.

— Inhibition de la fermentation acétique par divers dérivés halogénés. *C. R. Soc. biol.* **112**.1388.1933.

RADOEFF (A.). — Stimulation de la croissance par des sels minéraux, des colorants vitaux et divers composés organiques chez le Riz (*Oriza sativa*). *C. R. Soc. biol.* **110**.955.1932.

— Recherches sur la stimulation de la croissance et le métabolisme dans les tissus du blé. *C. R.* **194**.1527.1932.

— Inhibition de la fermentation alcoolique des végétaux supérieurs par l'acide monobromacétique et ses esters. *C. R. Soc. Biol.* **112**.1393.1933.

REID (A.). — Manometrische Messung der Sauerstofflosen Atmung (Versuche mit Essig-Bakterien) *Biochem. Z.* **242**.159-169.1931.

SAZERAC (R.). — Sur une bactérie oxydante, son action sur l'alcool et sur la glycérine. *C. R.* **137**. 90. 1903.

SCHMIDT (E.), ATTERER (M.) et SCHEGG (H.). — *Cellulose Chemie*, **12**.235-241.1931.

SCHULTZ (H.). — Ueber Hefegifte. *Archiv. für Physiologie.* **42**. 517. 1888.

SCHUTZENBERGER. — Sur la formation d'un acide carbogluconique. *Bull. Soc. Chim. [2]* **36**. 144. 1881.

SCHWARTZ et OSCHMANN. — Le taux de l'acide lactique musculaire dans les contractures des animaux empoisonnés par l'acide monobromacétique. *C. R. Soc. Biol.* **92**. 169. 1925.

SHIBATA et TAMIYA. — Untersuchungen über die Bedeutung des Cytochroms in der Physiologie der Zeelatmung. *Acta Phytochimica.* **5**.23.1930.

SHOUP (Charles) et BOYKIN (James T.). — The insensitivity of *Paramecium* to cyanide and effects of iron in respiration. *J. Gen. Physiol.* **15**.107-118.1932.

SIMON (E.). — Über das zymatische System und die Wirkung der Essigbakterien. *Bioch.Z.* **224**.253.1930.

SMYTHE (C. V.). — Bildung von Brenztraubensäure aus Methyl-

glyoxal durch Katalytische Wirkung der Blausäure. *Ber. der. Chem. Gesell.* **65**. 819. 1932.

— Oxydation von Methylglyoxal durch molekularen Sauerstoff bei Gegenwart von Blausäure. *Ibid.* p. 1268.

— Über die Wirkung von Blausäure auf Methylglyoxal. *Biochem. Z.* **257**, 371. 1933.

STEPHENSON (Marjorie). — Bacterial metabolism. Longsmann, London 1930.

SUTRA (R.). — Etude des celluloses d'*Acetobacter xylinum* et de Tuniciers. *C. R.* **181**. 195. 1932.

TAKAHASHI (Teizo) et ASAÏ (Toshinobu). — *Bacterium industrium Acetobacter*. *J. Agr. Chem. Soc. Japan* **7**, 1-5. 1931.

— *Zent. Bakt. Parasitenk.* **84**. 193-195. 1931.

TAMIYA (H.) et TANAKA (K.). — Zur Physiologie der Essigsäuregärung; I. Ein Beitrag zur Kenntnis der Bedeutung des Cytochroms in der Physiologie der Zellatmung. *Acta Phytochimica*. **5**. 167. 1931.

TANAKA (K.). — Zur Physiologie der Essigsäuregärung. II. Über die Einwirkung des Kaliumcyanids und des Acetols und über die Dismutation. *Acta Phytochimica*. **5**. 239-266. 1931.

TARR (H.) et HIBBERT (H.). — Studies on reactions relative to carbohydrates and polysaccharides. XXXV. Polysaccharide synthesis by the action of *Acetobacter xylinum* on carbohydrates and related compounds. *Chem. Abs.* **25**. 3969. *Can. J. Research*. **4**. 372-388. 1930.

TOLENS. — Ueber Methylen Glucose aus Glucose, Formaldehyd Salzsäure ein neues Glucosid. *Berichte der chem. Gesell.* **32**. 2585. 1899.

VINCENT (C.) et DELACHANAL. — Préparation biologique du lévulose au moyen de la mannite. *C. R.* **125**. 716. 1897.

VIRTANEN (A.) et BÄRLUND (B.). — Die oxydation des Glycerins zu Dioxyacetone durch Bakterien. *Biochem. Z.* **169**. p. 169. 1926.

VISSER'T HOOFT. — Etude biochimique de *Acetobacter. Deut. essig. ind.* **30**. 92. 1926.

— Biochemische Onderzoeken over het geslacht *Acetobacter* Boekhandel et Drukkerig. W. D. Weinema edit. Delft.

VOTOCEK (E.). — L'histoire des méthylpentoses et l'état actuel de leur chimie. Conférence *Bull. Soc. chim.* **43**. (4<sup>e</sup> série), 1, 1928.

VOTOCEK (E.) et KUCERENKO (V.). — Etudes dans la série du fucose (1 galaméthylose) et de l'épicucose. *Coll. Trav. chim. de Tchécos.* **2**. 47. 1930.

VOTOCEK (E.) et VALENTIN (F.). — Etudes dans la série du rhodéose (d-galactométhylose) et de l'épirhodéose. *Coll. des Trav. chim. de Tchécos.* **2**. 36. 1930.

VOTOCEK (E.), VALENTIN (F.) et RAC (F.). — *Ibid.* **2**. 402. 1930.

WARBURG (Otto). — Ueber die Geschwindigkeit der photo-chemischen Kohlensäureersetzung in lebenden Zellen. *Biochem. Z.* **100**. 230. 1919.

— Ueber die Wirkung des Kohlenoxyds auf des Stoffwechsel der Hefe. *Ibid.* **77**. 471. 1926.

— Stoffwechsel der Tumoren. Berlin, Springer, 1926.

— Métabolisme cellulaire et métabolisme de tumeurs. (Traduction

française de « Stoffwechsel der Tumoren » par E. AUBEL et L. GENEVREVOIS, Paris, Alcan, 1928.

WARBURG (Otto) et CHRISTIAN (Walter). — Über ein neues Oxydationsferment und sein Absorptionsspektrum. *Biochem Z.* **254**. 438-458, 1932.

WATANABE. — Physiology of the metabolism of algae. I. Influence of KCN and methylene blue on the respiration of green algae. *Acta Phytochimica* **6**. 315. 1932.

WHERRY (E. T.). — Optical properties of a serie of heptitols. *J. of biol. chem.* **42**. 377. 1920.

WIELAND (H.). — Über Hydrierung und Dehydrierung. *Ber. der chem. Gesell.*, **45**, 484, 1912, [1].

— Studien über den Mechanismus der Oxydationsvorgänge. *Ibid.* **45**. 2606. 1912. [2].

— Über den Mechanismus der Oxydationsvorgänge. *Ibid.* **46**. 3327. 1913.

WIELAND et BERTHO. — Über den Mechanismus der Oxydationsvorgänge. *Liebig's Annalen der Chemie*, **476**. 95. 1928.

WILDIERS. — Nouvelle substance indispensable au développement de la levure. *La Cellule*, **18**. 314. 1901.

WILLSTÄTER (R.), SEITZ (F.) et BUHM (E.) — Sur la méthode d'hydrogénéation par l'amalgame de sodium. *Ber. der. Chem. Gesell.* **61**. 871. 1928.

WOHL (A.) et FREUDENBERG (K.). — Die Bezeichnung sterischen Reihen. *Ber. der Chem. Gesell.*, **56**. 309. 1923 et **58**. 451. 1925.

WOLFROM et LEVIS. — I. — The reactivity of methylated sugars. II. — The action of dilute alkali on tetramethyl glucose. *J. of Am. chem. Soc.* **50**. 237. 1928.

WURMSER (R.). — Oxydations et réductions. Paris, Presses universitaires, 1930.

— Signification des potentiels d'oxydo-réduction pour les réactions enzymatiques. (Ergebnisse der Enzymforschung) 1<sup>er</sup> Band Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig 1932.

WURMSER (R.), MAYER-REICH (N.). — L'équilibre entre les acides lactique et pyruvique. *J. Chim. Physique*, **30**. 249-65. 1933.

# LE DÉVELOPPEMENT DES ALGUES ET LA RÉFRANGIBILITÉ DE LA LUMIÈRE

par M. E.-G. TEODORESCO

(Suite et fin)

## EXPÉRIENCE N° 42

*Cosmarium sp.* (Fig. 51).

Culture sur gélose à 1,5 % avec de la solution de Knop à 1 /10.

		QUANTITÉS DE LUMIÈRE
1.	Lumière rouge.....	32,2
2.	— bleue .....	20,0

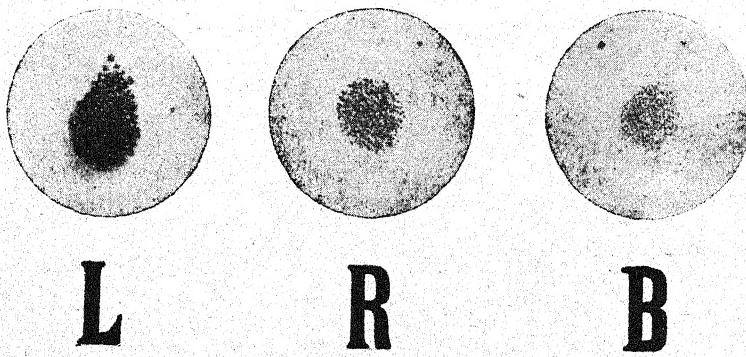


Fig. 51. — *Cosmarium sp.* Développement à la lumière blanche L, à la lumière rouge R et à la lumière bleue B.

Durée de l'expérience 45 jours (29 Avril - 13 Juin). En augmentant l'intensité de la lumière rouge, on constate (Fig. 51 R) que la multiplication des cellules est beaucoup plus notable qu'à la lumière bleue (fig. 51 B).

## EXPÉRIENCE N° 43

*Navicula radiososa* Ktz. var. *minutissima* Grun. (Fig. 52).

Culture sur gélose à 1,5 % avec de la solution de Knop à 1/10.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE	
1. Lumière rouge .....	24,8
2. — bleue .....	23,3

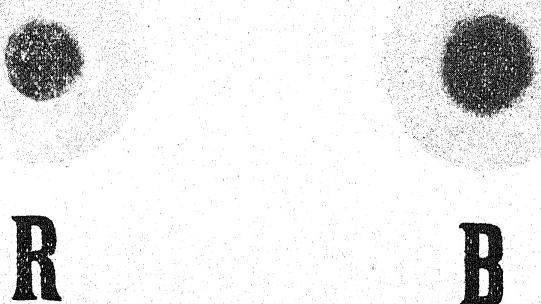


Fig. 52. — *Navicula radiososa* var. *minutissima*. Développement en lumière rouge R et en lumière bleue B.

Durée de l'expérience 8 jours (11-19 Août). Quoique les deux écrans laissent passer des quantités à peu près égales de lumière, le développement a été plus intense en lumière bleue (Fig. 52 B), qu'en lumière rouge (fig. 52 R).

## EXPÉRIENCE N° 44

*Navicula radiososa* Ktz var. *minutissima* Grun. (Fig. 53)

En augmentant un peu la quantité de lumière rouge par rapport à la lumière bleue et cultivant cette Diatomée non pas sur gélose minéralisée, mais sur plaques de porcelaine poreuse imbibée d'une solution de Knop à 1/10, la plante se développe un peu mieux en lumière rouge (fig. 53 R) qu'en lumière bleue (fig. 53 B), sans que la différence soit grande entre les cultures exposées à ces deux sortes de lumière.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE	
1. Lumière rouge.....	31,0
2. — bleue .....	23,4

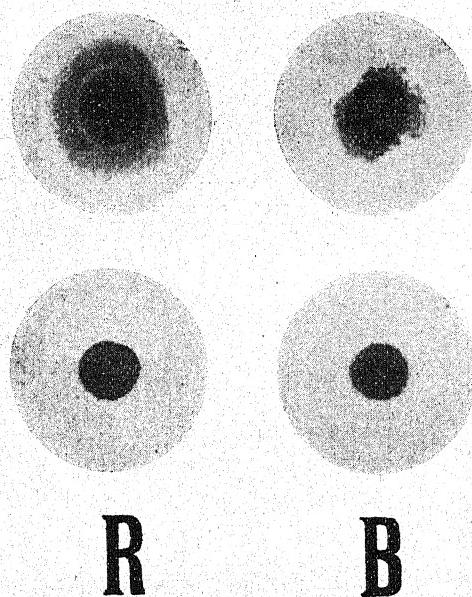


Fig. 53. — *Navicula radiosoides* var. *minutissima*. Développement en lumière rouge R et en lumière bleue B.

#### EXPÉRIENCES SUR LE DUNALIELLA SALINA

Les expériences effectuées avec cet organisme qui présente certaines particularités biologiques à maint point de vue, m'ont donné des résultats différents, suivant que la lumière qui éclairait les écrans colorés était plus ou moins intense. En effet, cette Algue est adaptée à se développer normalement à une forte intensité lumineuse ; dans les lacs et dans les marais salants, elle atteint son maximum de développement pendant l'été, à la lumière directe du soleil. Lorsque la lumière est faible, la multiplication et la croissance des cellules sont nulles derrière l'écran bleu ; dans ces conditions, les *Dunaliella* se comportent exactement comme les Algues dans les expériences de DANGEARD ; lorsqu'au contraire l'intensité de la lumière augmente suffisamment, on constate en lumière bleue un développement assez notable des cellules qui parfois se rapproche du degré de développement observé en lumière rouge.

J'ai effectué avec les *Dunaliella* deux séries d'expériences, dont l'une vers la fin du printemps, l'autre pendant l'hiver.

*A. — Expériences faites pendant l'hiver.*

On sait que, pendant l'hiver, la lumière du jour est beaucoup plus faible, dans nos climats, que pendant l'été. Comme on le verra par les expériences suivantes, pendant cette saison, le *Dunaliella* ne se développe pas du tout ou presque pas derrière les écrans bleus dont je me suis servi.

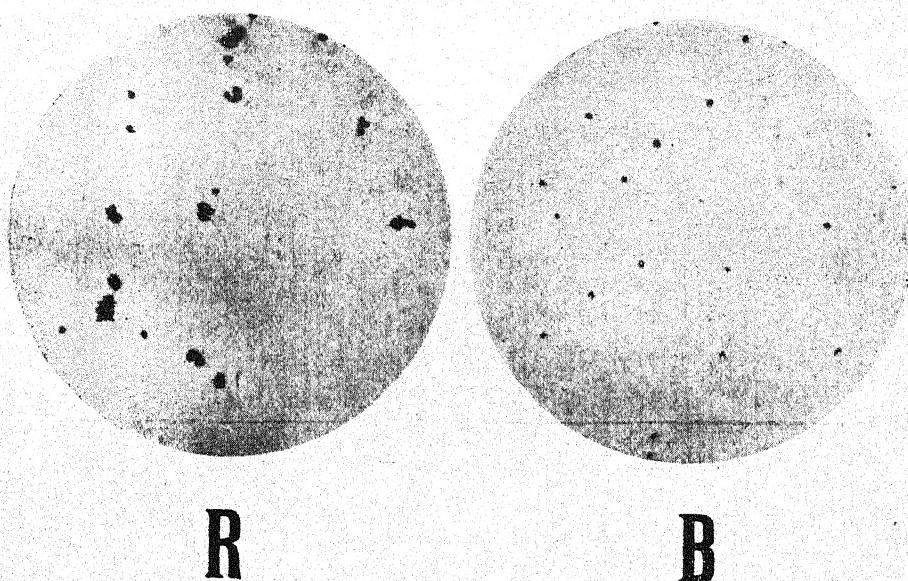


Fig. 54. — *Dunaliella salina*. Développement pendant l'hiver en lumière rouge R et en lumière bleue B.

EXPÉRIENCE N° 45

*Dunaliella salina* (Dun.) Teod. (Fig. 54).

Le milieu de culture avait la composition suivante :

Eau salée de densité 1,090.....	100 cc.
Eau de source (douce).....	2,5 cc.
Nitrate de potassium .....	0,3 gr.
Gélose .....	0,9 gr.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge.....	24,8
2. — bleue .....	23,3

L'expérience a duré depuis le 20 Novembre jusqu'au 9 Janvier (50 jours). Tandis qu'à la lumière rouge (fig. 54 R) on constate un développement assez notable, à la lumière bleue (fig. 54 B) non seulement on n'observe aucune multiplication des cellules, mais même celles que j'avais mises en culture se sont décolorées et désorganisées. Les petites cellules qu'on observe encore sur la fig. 54 B sont des hypnospores rouges qui s'y trouvaient au commencement de l'expérience et qui n'ont pas germé.

*B. — Expériences faites à la fin du printemps.*

Pour les cultures faites au printemps, je me suis servi des mêmes cloches de Senebier, remplies des mêmes solutions colorées et placées devant les mêmes fenêtres du laboratoire que pour les cultures faites pendant l'hiver.

Dans ce qui suit, je ne donnerai que les résultats d'une seule de mes expériences.

## EXPÉRIENCE N° 46

*Dunaliella salina* (Dun.) Teod. (Fig. 55).

Même milieu de culture que dans l'expérience précédente N° 45.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière rouge.....	24,8
2. — bleue .....	23,3

Après 48 jours (21 Mars-6 Mai), le développement est assez abondant en lumière bleue (fig. 55 B) et seulement un peu moins prononcé qu'en lumière rouge (fig. 55 R.).

*Résumé des expériences sur le Dunaliella.*

De ce qui précède, on constate que lorsque l'intensité de la lumière du jour est suffisamment grande, les *Dunaliella* se développent assez bien en lumière bleue, quelquefois à peu près aussi bien qu'en lumière rouge. Le contraste entre la multiplication des cellules à la lumière bleue et à la lumière rouge est d'autant plus tranchant que la lumière qui éclaire les écrans, pendant les expériences, est moins

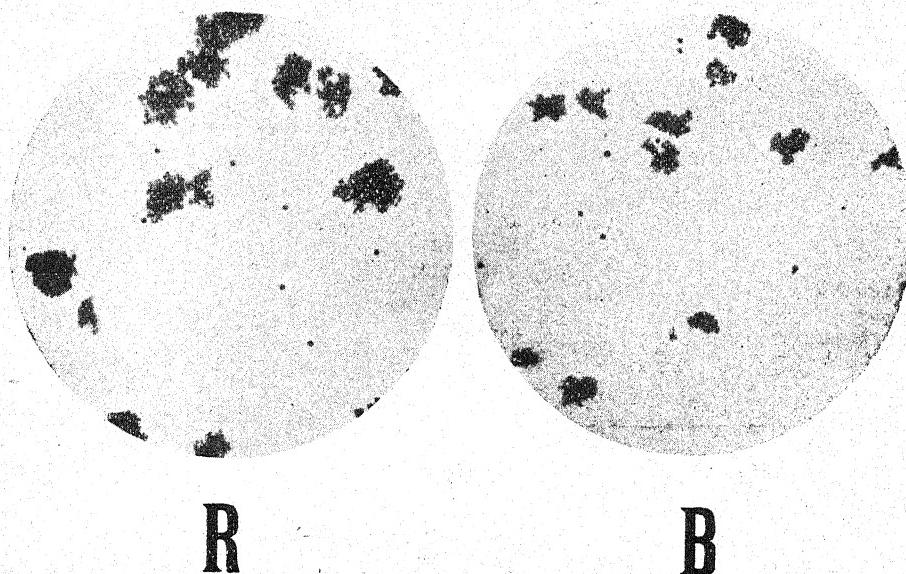


Fig. 55. — *Dunaliella salina*. Développement pendant le printemps à la lumière rouge R et à la lumière bleue B.

intense ; cela arrive pendant l'hiver où l'intensité de la lumière totale du jour est à peu près cinq fois moindre que pendant l'été (voir ci-dessus) ; mais il y a plus : pendant l'hiver, la composition *spectrale* de la lumière du jour n'est pas la même que pendant l'été ; à commencer par le mois d'Octobre et en hiver les rayons bleus ne représentent, en moyenne, que la moitié des rayons rouges (1).

#### Expériences sur les Cyanophycées.

##### EXPÉRIENCE N° 47

*Phormidium autumnale* Gom. (Fig. 56 et 57).

Culture sur gélose à 1,5 % avec de la solution de Detmer à 1 /10.-

(1) Consulter CUNLIFFE P. W. I. c. p. T 34.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière blanche : cloche de Senebier remplie d'eau distillée (couche de 34 millimètres d'épaisseur) recouverte de trois feuilles de papier mince parafiné .....	32
2. Lumière rouge .....	24,8
3. — bleue .....	23,3

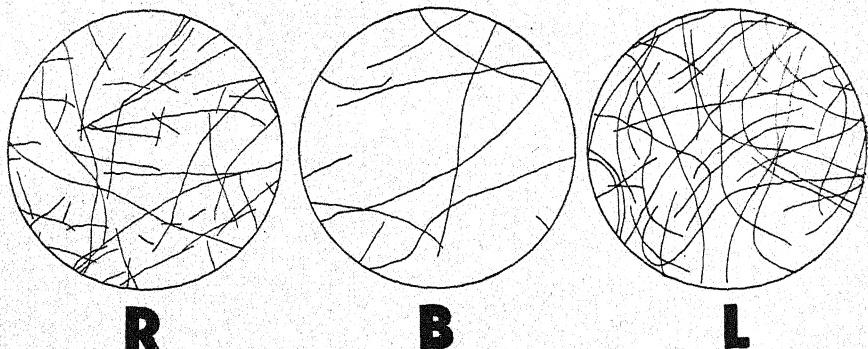


Fig. 56. — *Phormidium autumnale*. Développement à la lumière blanche L, à la lumière bleue B et à la lumière rouge R.

Durée de l'expérience à peu près quatre mois (16 Août - 21 Décembre).

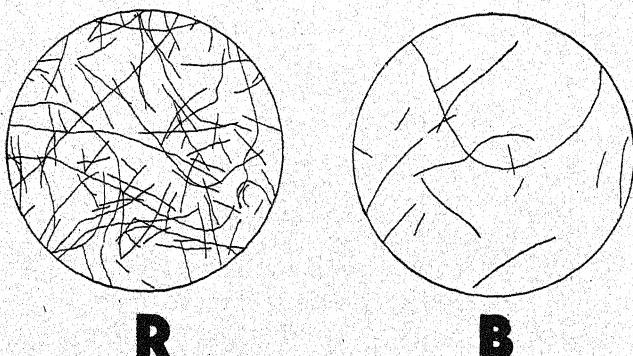


Fig. 57. — *Phormidium autumnale*. Développement en lumière bleue B et en lumière rouge R.

16 Août. — Commencement de l'expérience. On a placé sur la gélose une goutte d'eau dans laquelle étaient suspendus des tronçons courts de trichomes (voir fig. 39, L, B, R).

1 Septembre. — A la lumière blanche, le développement est très grand, les filaments occupant toute la surface de la gélose ; en lumière rouge, le développement est beaucoup plus faible ; en lumière bleue, il est presque nul.

13 Octobre. — C'est à la lumière blanche que le développement est plus marqué (fig. 56 L). La croissance en lumière rouge (fig. 56 R) se rapproche beaucoup de celle de la lumière blanche. En lumière bleue, le développement est très net, mais beaucoup plus faible que derrière l'écran rouge (fig. 56 B). Les trichomes ont les couleurs suivantes : jaune-olivacé en lumière blanche, gris-de-fer clair en lumière rouge et gris de fer foncé à la lumière bleue.

21 Décembre. — Tandis qu'à la lumière blanche et à la lumière rouge (fig. 57 R) le développement a continué, quoique de moins en moins, à la lumière bleue : la plupart des filaments se sont fragmentés en tronçons assez courts (fig. 57 B). Ce fait doit être attribué, certainement, à l'intensité de la lumière bleue, qui pendant l'automne et surtout en Décembre, s'est beaucoup affaiblie par suite de la diminution des rayons bleus dans la lumière du jour (voir ci-dessus).

#### EXPÉRIENCE N° 48

*Phormidium autumnale* Gom. (Fig. 58 et 59).

Culture sur le même milieu nutritif que dans l'expérience précédente N° 47.

#### QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière blanche. Cloche de Senebier remplie d'eau distillée (couche de 57 millimètres) recouverte de deux feuilles de papier mince parafiné. ....	42
2. Lumière rouge.....	31
3. — bleue .....	27

Durée de l'expérience à peu près quatre mois (16 Août - 23 Déc.)

16 Août. — Au commencement de l'expérience, les filaments fragmentés se présentaient sous forme de tronçons courts, comme on le voit dans la fig. 39.

1<sup>er</sup> Septembre. — A la lumière blanche, le développement est très grand ; les fragments primitifs sont devenus des filaments très allongés ; la plupart ont quitté le champ occupé par la goutte centrale primitive et se sont répandus sur toute la surface de la gélose.

A la lumière rouge, le développement a été plus faible ; mais ici aussi les tronçons se sont beaucoup allongés et ont émigré jusqu'aux bords de la gélose ; la croissance plus faible de l'algue exposée à la lumière rouge par rapport à celle de la lumière blanche se remarque très bien même à l'œil nu ; en effet, à cette dernière lumière, toute la surface

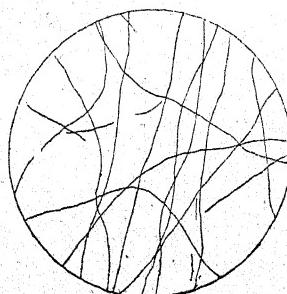


Fig. 58. — *Phormidium autumnale*. Développement à la lumière bleue après trois mois de culture (comparer à la fig. 59).

de la gélose a pris une couleur bleu-ardoisée, tandis qu'on n'aperçoit presque rien, à l'œil nu, à la surface de la gélose exposée à la lumière rouge. Au bout de quinze jours, le développement est presque nul en lumière bleue.

13 Octobre. — La différence entre l'accroissement à la lumière blanche et à la lumière rouge se maintient ; les filaments sont plus allongés et plus nombreux dans le premier que dans le second cas.

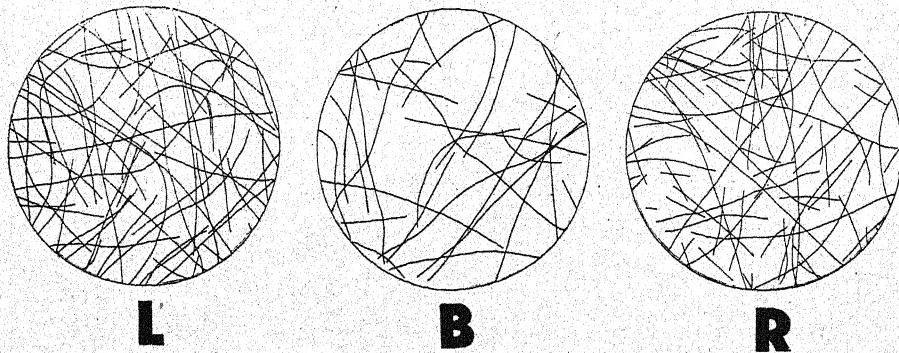


Fig. 59. — *Phormidium autumnale*. Développement à la lumière blanche L, à la lumière bleue B et à la lumière rouge R.

A la lumière bleue, le développement est faible mais très distinct ; en effet, les tronçons primitifs se sont allongés et se sont dispersés sur toute la surface de la gélose. On observe aussi un changement de couleur : en lumière blanche, les filaments sont olivâtres ; en lumière rouge, la nuance est bleu-ardoisée claire, tandis que les trichomes exposés à la lumière bleue ont gardé leur couleur normale bleu-ardoisé foncée.

17 Novembre. — En examinant les cultures au bout de trois mois on constate que le développement a beaucoup progressé à la lumière bleue (comparer les fig. 39 B et 58).

23 Décembre. — On peut se rendre compte très bien de l'état des cultures aux trois sortes de lumières par les fig. 59 L, 59 R, 59 B. C'est à la lumière blanche que la multiplication a été la plus intense ; elle est un peu moindre à la lumière rouge et beaucoup moindre, quoique assez prononcée, en lumière bleue.

#### EXPÉRIENCE N° 49

##### *Phormidium uncinatum* Gom. (Fig. 60 et 61)

Même milieu de culture que dans les deux expériences précédentes N° 47 et 48.

#### QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière blanche. Cloche de Senebier remplie d'eau distillée (couche de 57 millimètres d'épaisseur) recouverte de deux feuilles de papier mince paraffiné.....	42
2. Lumière rouge.....	31
3. — bleue .....	27

Durée de l'expérience 42 jours (22 Juin - 2 Août).

Au commencement de l'expérience (22 juin), les filaments possédaient l'aspect représenté par la fig. 60 C.

22 juin - 27 juin. En comparant la fig. 60 C (commencement de l'expérience) aux fig. 60 L, 60 R et 60 B, on constate : 1<sup>o</sup> un développement appréciable aux trois sortes de lumière ; 2<sup>o</sup> la croissance va en diminuant dans l'ordre suivant : lumière blanche → lumière rouge → lumière bleue ; 3<sup>o</sup> derrière les trois écrans, le développement est vérifié par un *allongement* bien prononcé des filaments ; on constate également qu'à la lumière blanche et à la lumière rouge le *nombre des filaments* a augmenté ; en ce qui concerne les

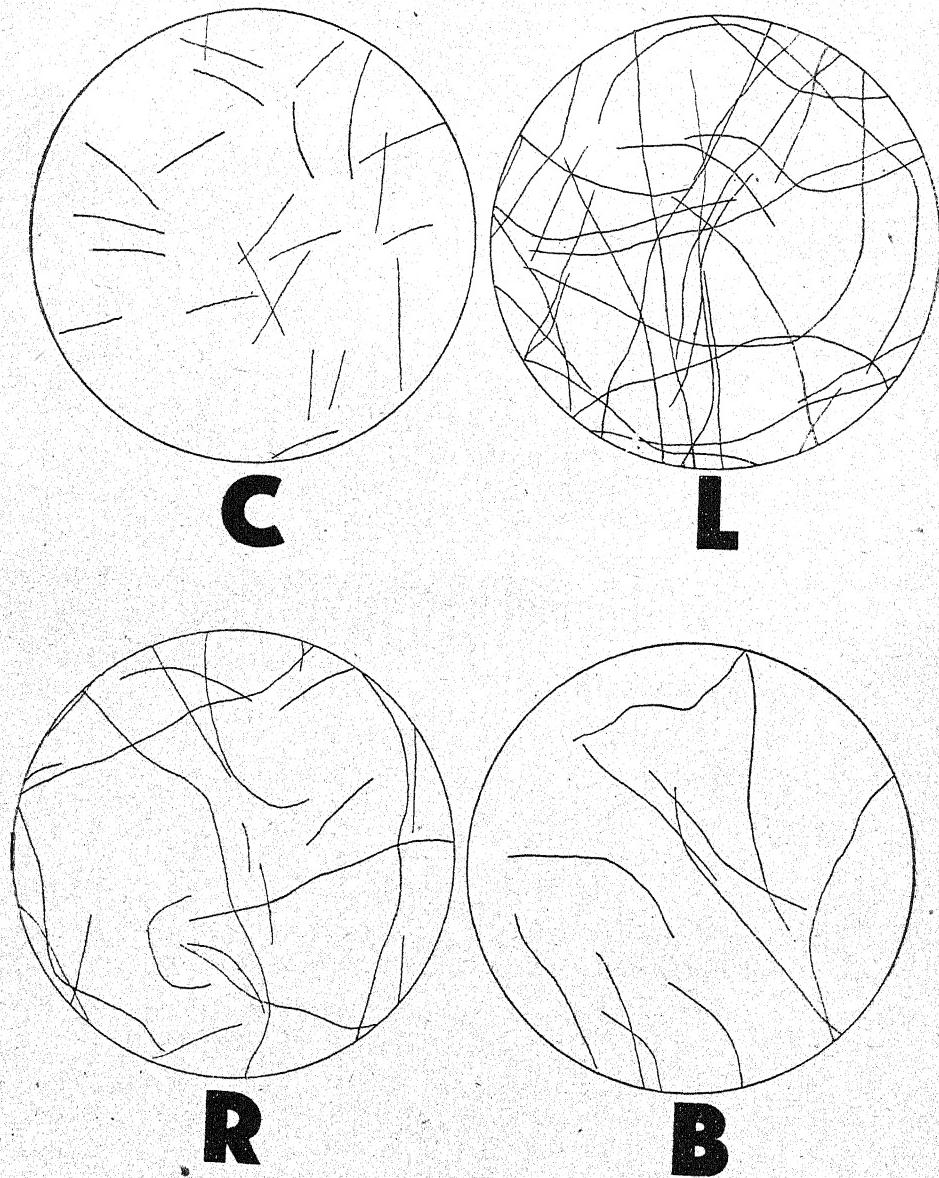


Fig. 60. — *Phormidium uncinatum*. C, état des cultures au commencement de l'expérience ; développement en lumière blanche L, en lumière rouge R et en lumière bleue B.

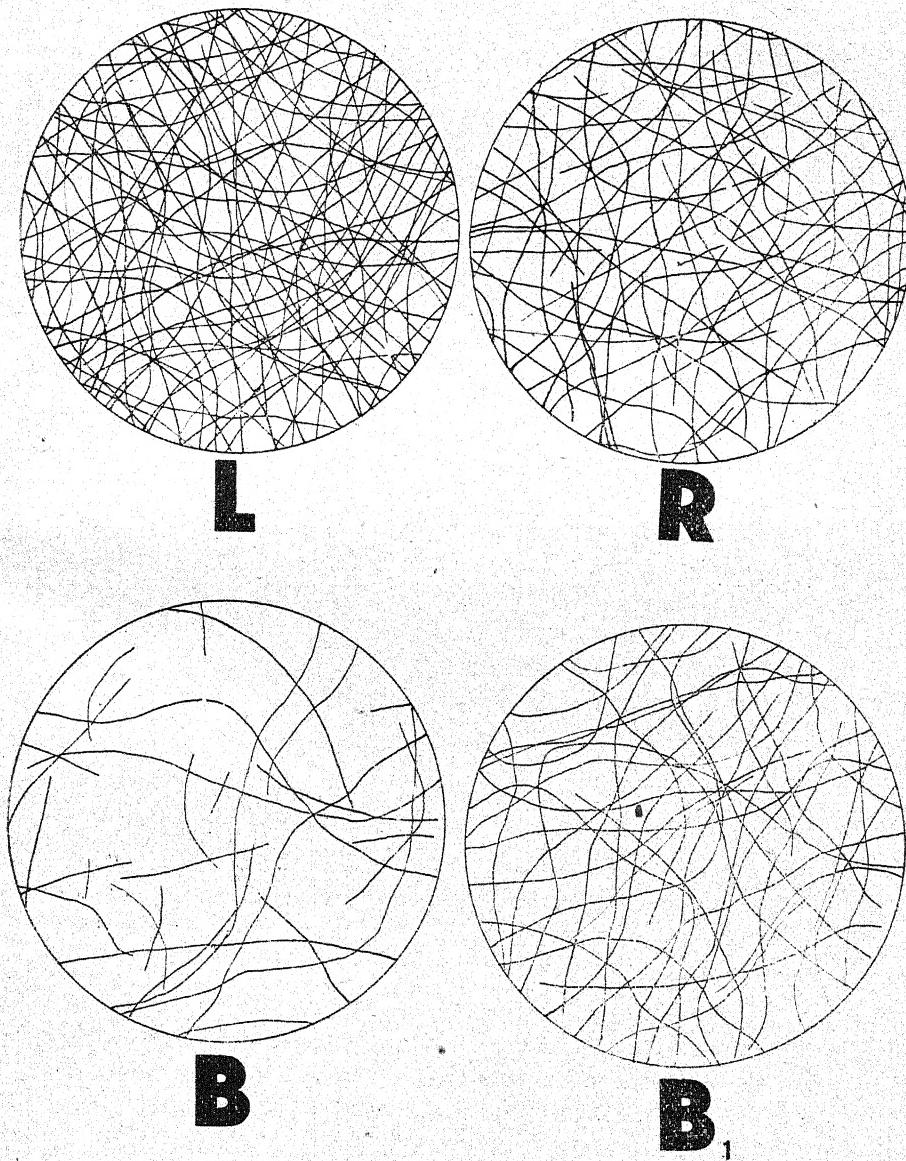


Fig. 61. — *Phormidium uncinatum*. Développement en lumière blanche L, en lumière rouge R, en lumière bleue B (après 22 jours) et en lumière bleue B<sub>1</sub> (après 42 jours.)

trichomes exposés à la lumière bleue, il semblerait qu'ils auraient diminué, mais en réalité il n'en est pas ainsi, car la fig. 60 C a été dessinée, à la chambre claire, d'après les filaments qui se trouvaient dans le champ de la goutte qu'on avait placée, au commencement de l'expérience, au centre de la gélose où ils étaient assez aglomérés, tandis que la fig. 60 B a été dessinée (au même grossissement) après la dispersion des filaments sur une plus grande surface de la gélose.

22 Juin - 14 Juillet. — Après 22 jours, on constate qu'aussi bien l'allongement des filaments que leur multiplication ont continué à progresser aux trois sortes de lumière (fig. 61 L, 61 R, 61 B), mais l'intensité du développement est toujours plus grande en lumière blanche qu'en lumière rouge et, à cette dernière lumière, beaucoup plus grande qu'à la lumière bleue. Si l'on compare les intensités du développement avec les quantités d'énergie lumineuse que laissent passer les trois écrans employés, on constate un certain parallélisme ; on serait donc porté à tirer la conclusion que ce développement relatif est dû non pas à la réfrangibilité de la lumière, mais à son intensité. Mais ce parallélisme n'est qu'apparent ; en effet si l'on examine les fig. 61 B (lumière bleue) et 61 R (lumière rouge) on s'assure que la multiplication des filaments à la lumière rouge est au moins *trois fois* plus intense qu'à la lumière bleue, tandis que la quantité de lumière rouge n'est que très peu supérieure à la quantité de lumière bleue.

#### *Couleur des filaments.*

La couleur normale des filaments, avant leur exposition aux trois sortes de lumière, était d'un bleu éruginex foncé ; au bout de vingt-deux jours, les cellules ont pris une couleur olivâtre en lumière blanche, tandis qu'en lumière rouge et en lumière bleue, leur couleur est restée sans changement appréciable.

22 Juin - 3 Août. — A la lumière blanche et à la lumière rouge, le développement a continué à progresser énormément ; la croissance de la plante exposée à la lumière bleue a avancé moins vite, mais elle est assez intense, comme on peut le constater en comparant la fig. 61 B<sub>1</sub> aux fig. 60 B et 61 B.

## EXPÉRIENCE N° 50

*Phormidium autumnale* Gom. (Fig. 62, 63 et 64).

Même milieu nutritif que dans les expériences précédentes.

## QUANTITÉS DE LUMIÈRE

1. Lumière blanche. Cloche de Senebier remplie d'eau distillée (couche de 35 millimètres d'épaisseur), recouverte de trois feuilles de papier parafiné .....	29
2. Lumière rouge.....	32,2
3. — bleue .....	20

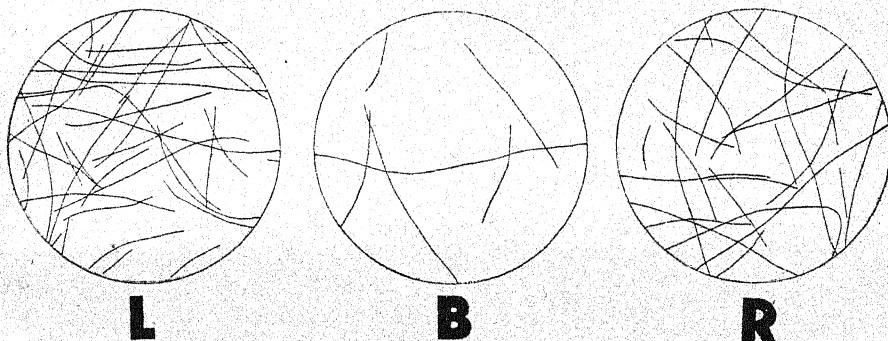


Fig. 62. — *Phormidium autumnale*. Développement en lumière blanche L., en lumière bleue B et en lumière rouge R.

Durée de l'expérience à peu près quatre mois (16 Août - 20 Décembre).

16 Août. — Au commencement de l'expérience, les trichomes se présentaient sous la forme de fragments courts (fig. 39) ; ils provenaient du même échantillon que dans l'expérience précédente.

1<sup>er</sup> Septembre. — A la lumière blanche et à la lumière rouge, les filaments se sont allongés beaucoup et se sont répandus sur toute la surface de la gélose, jusqu'aux bords des boîtes de Pétri. A la lumière bleue, l'allongement des filaments est très faible.

13 Octobre. — C'est à la lumière blanche que le développement est le plus intense (L, fig. 62), à la lumière rouge l'allongement et la multiplication des filaments est un peu plus faible (R, fig. 62). A la lumière bleue (B, fig. 62), le développement est beaucoup moindre : ici la plupart des filaments occupent encore le champ de la goutte centrale primitive (B, fig. 62), d'autres ont émigré

tout autour (B, fig. 63) mais surtout du côté de la lumière. Le développement en lumière bleue est surtout appréciable par l'allon-

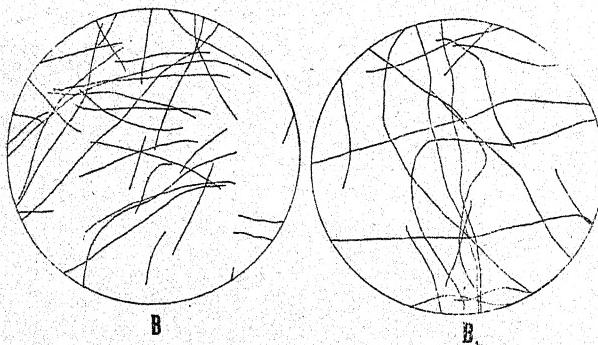


Fig. 63. — *Phormidium autumnale*. Développement à la lumière bleue B après 58 jours et B' après 92 jours.

gement des trichomes, comme on peut le voir en comparant les fig. 39 B, 62 B et 63 B ; mais je n'ai pas pu apprécier si le nombre des filaments a augmenté également.

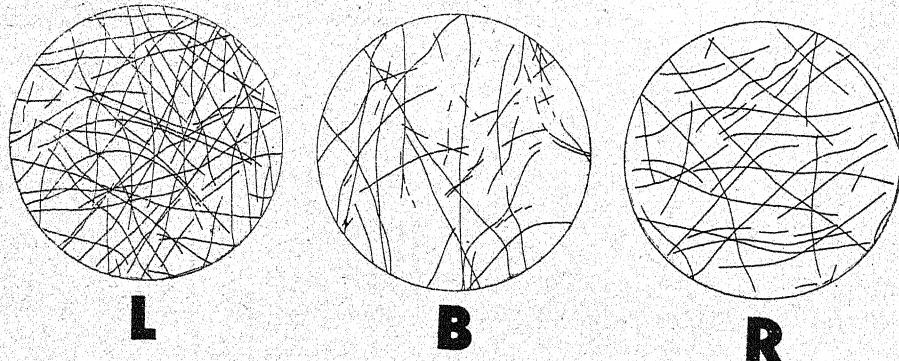


Fig. 64. — *Phormidium autumnale*. Développement à la lumière blanche L, à la lumière bleue B et à la lumière rouge R.

En ce qui concerne la couleur, elle n'est pas la même aux trois sortes de lumières ; cette différence de couleur ne semble pas être due à une « adaptation chromatique complémentaire ». En effet, les filaments, qui, au début de l'expérience, avaient une couleur normale bleu-ardoisée, ont pris aussi bien à la lumière blanche qu'à la

lumière rouge une couleur jaune-brunâtre, tandis qu'à la lumière bleue, les cellules ont conservé leur couleur primitive bleu-ardoisée. D'après les observations de MAGNUS et SCHINDLER (1) ainsi que d'après BORESCH (2), la production de la couleur jaune brunâtre serait due à une dégénérescence des cellules (diminution de la chlorophylle et de la phycocyanine) consécutive à l'épuisement du milieu en substances nutritives, principalement à la pénurie de matières azotées ; en effet, en ajoutant au milieu nutritif une nouvelle quantité de solution minérale ou seulement des substances azotées, la couleur bleu-ardoisée réapparaît au bout d'un certain temps, *même à l'obscurité*.

16 Novembre. — Le développement le plus intensif a toujours lieu à la lumière blanche ; il est moindre en lumière rouge ; à la lumière bleue, l'allongement et la multiplication des filaments ont continué, comme on peut le constater en comparant les fig. 62 B et 63 B<sub>1</sub>.

20 Décembre. — Le développement a avancé, mais de plus en plus faiblement ; en lumière blanche (fig. 64 L) la croissance est notablement plus avancée qu'en lumière rouge (fig. 64 R), tandis qu'en lumière bleue, elle est toujours moins avancée (fig. 64 B) ; on peut mentionner encore que, surtout à la lumière bleue, les filaments se sont fragmentés en tronçons plus courts.

En ce qui concerne la couleur, elle est restée bleu-ardoisée (couleur normale) en lumière bleue ; les trichomes exposés à la lumière blanche sont toujours d'un jaunâtre sale, tandis qu'en lumière rouge, la couleur est jaunâtre avec une faible nuance bleuâtre.

#### Sur le rôle des radiations vertes dans le développement des Cyanophycées.

En ce qui concerne le rôle des radiations vertes dans la vie des plantes, les résultats obtenus jusqu'à présent par les divers expérimentateurs sont quelque peu contradictoires ; cela tient en partie

(1) MAGNUS und SCHINDLER, Ueber den Einflus der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien, *Berichte d. d. bot. Ges.*, Bd. 30, 1912, p. 314.

(2) BORESCH, Die Färbung von Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrates, *Jahrb. für wiss. Botanik*, Bd. 52, 1913, p. 145.

à la difficulté qu'on a à séparer convenablement ces radiations et à obtenir des écrans ayant en même temps une transparence suffisante. On sait qu'en général ce sont les filtres colorés en vert dont la transparence est la plus faible ; la transparence des écrans bleus est la plus grande, mais ce sont les écrans rouges qui l'emportent à ce point de vue (1). KNIEP et MINDER (2) avaient trouvé que l'effet des radiations vertes ( $\lambda 512 — \lambda 524$ ) est nul ou inappréciable dans l'assimilation chlorophyllienne : et cela même si l'intensité de la lumière verte était 70 % et même plus grande que celle de la lumière bleue et de la lumière rouge. Mais d'après ENGELMANN (3), WURMSER (4) et surtout d'après WARBURG et NEGELEIN (5) les radiations vertes ( $\lambda 546$ ) sont actives dans la photosynthèse ; d'après ces deux derniers auteurs, les radiations vertes sont seulement de 1/4 moins actives que les radiations rouges ( $\lambda 610 — \lambda 690$ ), mais de 1/4 plus active que les rayons bleus.

Les résultats sont non moins contradictoires quant au développement des végétaux. D'après DANGEARD (6), les Algues se comporteraient à la lumière verte (écran ε de Wratten,  $\lambda 555 — \lambda 520$ ) comme à l'obscurité complète, c'est-à-dire qu'elles ne se multiplient pas, tandis que d'après MEINHOLD (7) les Algues vertes, mais surtout les Diatomées, ne manquent pas de se multiplier à la lumière verte ; pour les Diatomées le maximum le plus élevé se trouverait, d'après cet auteur, dans la région verte du spectre ( $\lambda 519 — \lambda 469$ ) ; cela semble assez paradoxal pour les Algues vertes étant donné que c'est précisément dans ces régions que se trouve le minimum d'absorption de la lumière par les chlorophylles (bande V de la Chlorophylle *a*

(1) A. HÜBL, *Die Lichtfilter*, 3<sup>e</sup> Aufl., 1927, p. 56.

(2) KNIEP et MINDER, *Zeitschrift für Botanik*, Bd. I, 1909, p. 641.

(3) TH. ENGELMANN, *Botanische Zeitung*, Jahrg. 42, 1884 p. 91, pl. II.

(4) R. WURMSER, Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. *Archives de Physique biologique*, t. I, 1921, p. 33.

(5) WARBURG et NEGELEIN, l. c.

(6) P. A. DANGEARD, l. c., p. 126.

(7) MEINHOLD, *Beiträge zur Biologie d. Pflanzen*, Bd. X, 1910-1911, p. 353.

et bande VII de la Chlorophylle b) (1). GAIDUKOW (2) avait trouvé que l'*Oscillatoria sancta* et l'*Oscillatoria caldariorum* se développent bien à la lumière verte.

Cependant, comme aussi bien dans les expériences de MEINHOLD que dans celles de GAIDUKOW, les écrans «verts» laissaient passer des quantités notables de radiations de la moitié la moins réfrangible du spectre visible (jaune-orangé  $\lambda$  625 —  $\lambda$  575 pour l'écran vert de Meinhold, 50 %—60 % de rouge-orangé-jaune pour l'écran de Gaidukow), on ne peut tirer aucune conclusion sûre de ces expériences.

Dans mes recherches, je me suis servi d'un écran vert VG1 de Schott ayant une épaisseur de deux millimètres et, à titre de comparaison, d'un écran bleu BG4 de Schott possédant la même épaisseur. Comme on peut le voir par les Tableaux VII et VIII, la transmission centissimale de l'écran vert (160) était moindre que celle de l'écran bleu (271). Comme j'ai travaillé à la lumière diffuse du jour, j'ai été obligé de corriger les valeurs obtenues, par rapport à la composition spectrale de cette dernière lumière; corrigée pour la lumière de l'hiver, j'obtenais une transmission plus grande pour l'écran vert (113) que pour l'écran bleu (62); au contraire, corrigée par rapport à la lumière de l'été, j'obtenais une transmission plus grande pour le verre bleu (212) que pour le verre vert (152).

(6) N. GAIDUKOW, Ueber den Einfluss des Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien, *Alhandl. d. k. preuss. Akad. d. Wiss.*, Berlin, 1902, p. 22 du *Separatum*.

(7) WILLSTAETTER UND STOLL, Untersuchungen über Chlorophyll, 1913, p. 170, Taf. I.

TABLEAU VII

*Transmission de la lumière à travers l'écran vert VG1 de 2 mm. d'épaisseur.*

LONGUEURS D'ONDE EN MU	TRANS- MISSION P. 100	COMPOSI- TION SPECTRALE DE LA LUMIÈRE EN HIVER	TRANS- MISSION CORRIGÉE POUR L'HIVER	COMPO- SITION SPECTRALE DE LA LUMIÈRE EN ÉTÉ	TRANS- MISSION CORRIGÉE POUR L'ÉTÉ
660	0,2	96	0,2	96	0,2
640	0,5	98	0,5	98	0,5
620	1	98	1	99	1
600	5	97	5	99,5	5
580	10	95	9	100	10
560	21	89	18	99,5	21
540	32	80	25	99	32
520	37	70	26	97,5	36
500	29	61	18	95	27
480	16	50	8	92	13
460	6	39	2	87	5
440	1	28	0,3	82	0,8
420	0,5	16	0,08	76	0,4
400	0,2	10	0,02	70	0,1
	160		113		152

TABLEAU VIII

*Transmission de la lumière à travers l'écran BG4 de 2 mm. d'épaisseur.*

LONGUEURS D'ONDE EN MU	TRANS- MISSION P. 100	COMPOSI- TION SPECTRALE DE LA LUMIÈRE EN HIVER	TRANS- MISSION CORRIGÉE POUR L'HIVER	COMPO- SITION SPECTRALE DE LA LUMIÈRE EN ÉTÉ	TRANS- MISSION CORRIGÉE POUR L'ÉTÉ
480	12	50	6	92	11
460	50	39	19	87	43
440	69	28	19	82	56
420	70	16	11	76	53
400	70	10	7	70	49
	271		62		212

## EXPÉRIENCE N° 51

*Phormidium autumnale* Gom. (Fig. 65, 66 et 67).

Culture sur plaques en porcelaine dégourdie imbibée de solution de Knop à 1/10.

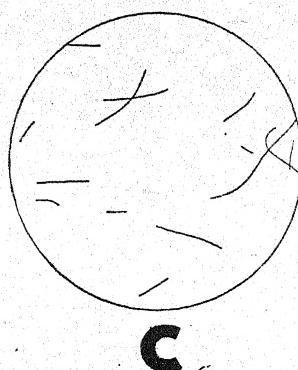


Fig. 65. — *Phormidium autumnale*. Etat de la culture au commencement de l'expérience N° 51.

QUANTITÉS DE LUMIÈRE

- |   |     |
|---|-----|
| 1. Lumière verte : verre VG1 de 2 millimètres d'épaisseur ..... | 113 |
| 2. — bleue : verre BG4 de 2 mm d'épaisseur.....                 | 62  |

Durée de l'expérience 31 jours (15 Nov. - 16 Déc.)

En comparant la fig. 65 qui représente l'état de l'Algue au

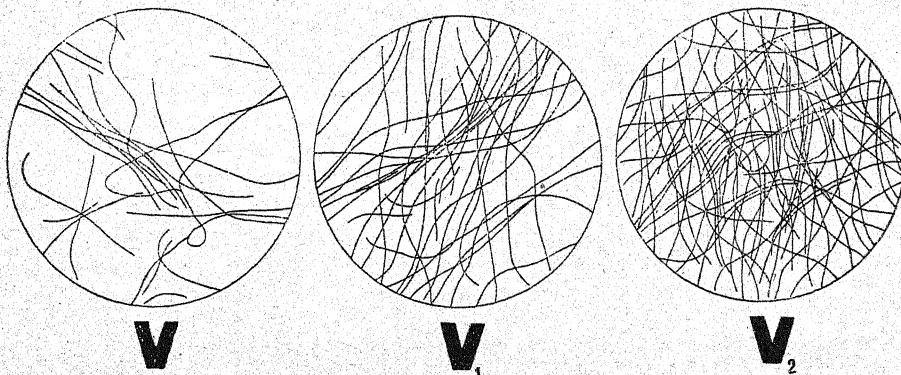


Fig. 66. — *Phormidium autumnale*. Développement progressif V, V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub> à la lumière bleue.

commencement de l'expérience, avec les fig. 66 V V<sub>1</sub> V<sub>2</sub> (lumière verte) et avec les fig. 67 B B<sub>1</sub> B<sub>2</sub> (lumière bleue) qui représentent le développement progressif après 46 jours, on constate que :

1<sup>o</sup> Les radiations vertes comme les radiations bleues favorisent le développement des Cyanophycées.

2<sup>o</sup> Le degré du développement paraît être presque le même à la

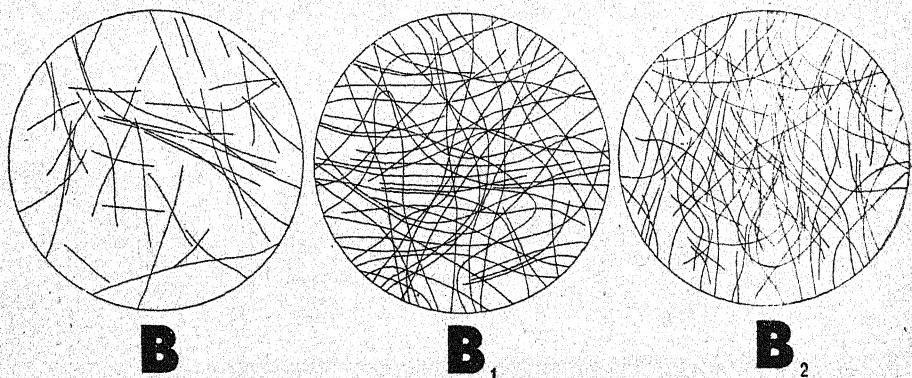


Fig. 67. — *Phormidium autumnale*. Développement progressif B, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> à la lumière verte.

lumière verte qu'à la lumière bleue ; mais comme, dans mes expériences, la quantité de la lumière verte a été deux fois plus grande que celle de la lumière bleue, on est autorisé à conclure que les radiations bleues sont plus favorables à la croissance de ces plantes que les radiations vertes.

### Conclusions

De mes nombreuses expériences faites avec des écrans colorés qui laissaient passer des quantités déterminées de radiations, on peut tirer les conclusions suivantes.

1<sup>o</sup> Contrairement aux affirmations de P. A. DANGEARD, les Algues vertes, les Diatomées et les Cyanophycées que j'ai étudiées se développent *dans toutes les régions du spectre visible*.

2<sup>o</sup> Pour des *quantités égales de radiations*, la multiplication et la croissance des cellules sont beaucoup plus intenses dans la moitié la moins réfrangible du spectre (radiations rouge-orangées) ; comme

mon écran rouge laissait passer à peu près 94 % des radiations rouges ( $\lambda$  647 —  $\lambda$  723) et seulement 6 % des radiations orangées, on peut déduire que c'est principalement par l'action des radiations rouges que s'effectue le développement des Algues que j'ai étudiées.

3<sup>o</sup> L'effet des radiations bleues et vertes est moindre, mais il est toujours assez notable.

4<sup>o</sup> La différence entre l'action des rayons bleus et celle des rayons verts n'est pas très grande ; il m'a semblé toutefois que ce sont généralement les rayons bleus qui sont plus efficaces.

5<sup>o</sup> Lorsqu'on diminue progressivement les quantités de radiations dont on se sert pour éclairer les cultures, c'est à la lumière bleue que le développement cesse d'abord, tandis qu'à la lumière rouge, il continue à être encore très appréciable ; cela arrive surtout avec les Algues qui, dans la nature, sont habituées à vivre à une lumière assez intense ; par conséquent, dans les cultures d'Algues, il faut tenir compte non seulement de la longueur d'onde des radiations employées mais aussi de leur intensité ; une lumière bleu-violette trop faible peut donc se comporter, au moins envers certaines Algues, comme l'obscurité ; cela est toujours arrivé dans les expériences de DANGEARD, parce que, dans les recherches de ce savant, la lumière bleu-violette était beaucoup trop faible. Cela est arrivé également dans mes expériences toutes les fois que je diminuais, au-dessous d'une certaine limite, l'intensité de cette lumière.

6<sup>o</sup> En ce qui concerne les Diatomées, j'ai constaté qu'elles se comportent à peu près comme les Algues vertes et les Algues bleues, lorsque les expériences sont faites avec des écrans colorés qui laissent passer des quantités égales ou presque égales de lumière (voir surtout la 1<sup>e</sup> catégorie d'expériences). Cependant, je n'ai pas observé, chez les Diatomées, une différence aussi notable entre les cultures exposées à la lumière rouge-orangé et celles placées à la lumière vert-bleue que chez les Chlorophycées et les Cyanophycées ; parfois la différence est extrêmement faible entre le développement en lumière rouge-orangée et celui qu'on observe en lumière vert-bleue. J'ai même constaté quelquefois que les Diatomées semblaient se développer un peu mieux dans la moitié la plus réfrangible du spectre (vert-bleu) que dans l'autre ; mais cela n'est arrivé que lorsque les quantités de lumières colorées qui éclairaient les cul-

tures n'étaient pas suffisamment égalisées, ni corrigées par rapport à la composition spectrale de la source employée (voir surtout la 4<sup>e</sup> catégorie d'expériences).

Quoique la croissance soit un phénomène complexe, dans l'accomplissement duquel interviennent maints facteurs, et qu'il n'est pas permis de considérer ce phénomène seulement sous la dépendance de la photosynthèse, on peut admettre que le développement est surtout sous l'influence de l'assimilation chlorophyllienne comme facteur essentiel. Dans ce cas, si nous nous reportons, par exemple, aux résultats obtenus par ENGELMANN (1) dans ses recherches sur l'assimilation des Algues, nous constatons les faits suivants. Tandis que, chez les Chlorophycées, l'intensité de l'assimilation dans le bleu ne dépasse que de très peu la moitié de l'assimilation dans le rouge  $\frac{\lambda 680}{\lambda 486} = \frac{100}{66}$ , pour les Diatomées, l'assimilation dans le vert

est à peu près de la même grandeur que dans le rouge  $\frac{\lambda 680}{\lambda 522} = \frac{100}{95}$

Cela pourrait éclaircir, jusqu'à un certain point, les faits que j'ai observés moi-même sur le développement des Diatomées.

On a vu, dans l'exposé de mes recherches que, parfois j'ai opéré de façon à avoir des intensités très sensiblement égales dans les deux moitiés du spectre; c'est dans ce cas évidemment, que les conclusions sont le plus rigoureusement exactes; dans d'autres cas, cette égalité n'était pas réalisée; mais l'accord général des deux séries de résultats prouve que ces derniers ne sont pas sans valeur. Cela indique que l'on peut, à un certain degré, se départir d'une rigueur qui pratiquement rend les expériences plus difficiles.

Tous ces faits constatés quant au développement des Algues aux diverses lumières colorées sont importants: car, dans les eaux profondes, les divers rayons du spectre visible ne sont pas tous à la disposition des plantes qui y vivent.

Relativement au développement des Algues dans les lumières de diverse réfrangibilité, on pourrait rappeler certains autres faits biologiques bien établis qui témoignent que le rôle des rayons bleus

(1) Th. W. ENGELMANN, Die quantitative Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation, *Botanische Zeitung*, 1884, p. 81, pl. II.

violets n'est pas négligeable dans les conditions naturelles où vivent quelques Algues.

On sait que les Diatomées et même quelques Algues vertes (*Closterium*) vivent dans l'eau jusqu'à une profondeur de 100-200 mètres ; une Protococcoidée, *Palmophyllum*, vit jusqu'à 100 mètres au-dessous de la surface de l'eau (1) ; il y a même des Phanérogames (*Posidonia*) qui poussent bien à cette même profondeur (2). Or, d'après GREIN (3) à ces profondeurs il n'arrive que des radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre visible, car les radiations rouges ( $\lambda$  680 — 610) et orangées ( $\lambda$  620 — 585) ont été complètement absorbées, tandis que des radiations bleu-violettes il en reste encore des quantités suffisamment appréciables, comme on peut le voir par le tableau suivant.

	ROUGE ORANGÉ	ORANGÉ	VERT BLEU	VERT BLEU	BLEU INDIGO	INDIGO VIOLET
Longueurs d'onde .....	680-610	620-585	570-515	545-486	475-420	435-400
Profondeur : 1 mètre ....	1000	1000	1000	1000	1000	1000
Profondeur : 100 mètres	0	0,001	0,03	0,03	5,5	10
Profondeur : 200 mètres	0	0	0,004	0,01	0,04	1

D'autre part, en employant des plaques photographiques très sensibles, FOL et SARRASIN ont observé qu'à Nice les radiations chimiques de la moitié la plus réfrangible du spectre peuvent avancer jusqu'à 400 mètres de profondeur et, dans les environs de Capri même, jusqu'à 550 mètres (4). D'après les dernières recherches, les radiations solaires violettes disparaissent seulement vers 1.000 mètres (5) ; comme dans l'océan Atlantique certaines Diatomées vivent jusqu'à 400 mètres de profondeur (6), on est obligé d'admettre que, dans ces endroits, l'assimilation et le développement des cellules ne sont régis que par les seules radiations bleu-violettes qui y arrivent.

(1) MAERKER, Bodensee, cité par Fr. OLTMANNS, Morphologie und Biologie der Algen, Bd. III, 1923, p. 371.

(2) Fr. OLTMANNS, l. c., p. 190, Bd. III.

(3) In Fr. OLTMANNS, l. c., III, p. 366.

(4) PETERSEN in OLTMANNS, l. c., p. 365, Bd. III.

(5) Louis JOUBIN, La vie dans les grandes profondeurs des Océans, Discours prononcé dans la séance publique de l'Institut de France le 26 Oct. 1930.

(6) LOHmann, cité par OLTMANNS, l. c., III, p. 374.

D'autre part, il est vraisemblable que les Algues habituées à une lumière très faible, comme, par exemple, les Algues vivant dans les grottes, peuvent s'adapter aussi à une lumière bleu-violette très atténuée ; en effet, on rencontre des « *Gleocapsa*, dès *Protococcus* dans des endroits si peu éclairés des grottes qu'il est absolument impossible d'apercevoir les Algues qui se trouvent sur la terre sans l'aide d'une lampe ou d'une bougie ; ces Algues supportent un affaiblissement tellement considérable de la lumière qu'elles peuvent se contenter de  $\frac{1}{2.500}$  partie de la lumière du jour, sans qu'on puisse constater des changements essentiels dans la structure de leurs cellules (1)». Maheu « a rencontré, pourvues de chlorophylle, des espèces appartenant aux Nostocacées, Oscillariées et Diatomées, même à l'obscurité totale » (2) ; mais il est probable que cette obscurité « totale » n'était en réalité qu'une lumière extrêmement affaiblie.

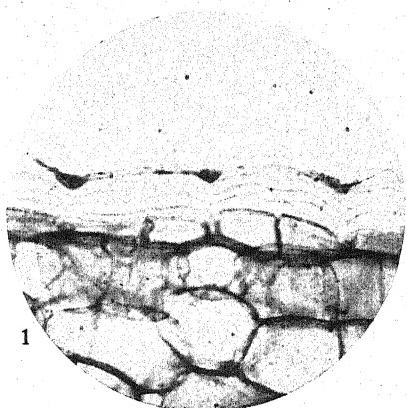
(1) Fr. MORTON, Oekologie der assimilirenden Höhlenpflanzen, *Fortschr. naturw. Forsch.* herausg. von Abderhalden, Bd. 12, H. 3, 1927, p. 164.

(2) J. MAHEU, *Annales des Sc. nat. Botanique*, 9<sup>e</sup> série, t. III, 1906, p. 18.

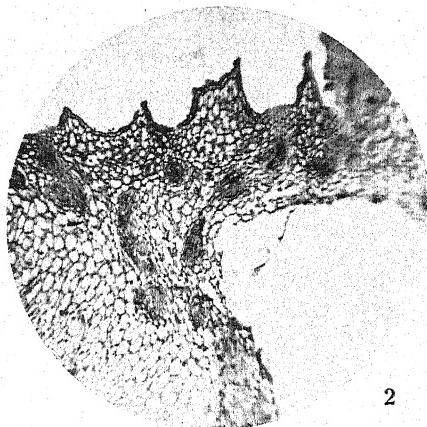
#### EXPLICATION DE LA PLANCHE I

B, spectre d'absorption du verre Schott B G 4 de quatre millimètres d'épaisseur ; R<sub>1</sub>, R<sub>2</sub>, R<sub>3</sub>, spectres d'absorption du verre Schott U G 1 de deux millimètres d'épaisseur ; B R, spectre d'absorption des écrans de Schott B G 4 + R G 2 superposés de deux millimètres d'épaisseur chacun ; B<sub>2</sub>, spectre d'absorption du verre Schott B G 4 de quatre millimètres d'épaisseur.

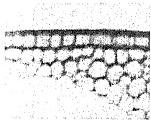
Pour la conversion des divisions de l'échelle en longueurs d'onde, voir la *Table de LECOQ DE BOISBAUDRAN, Spectres lumineux*, Paris, 1874, p. 195-196 et la planche XXIX.



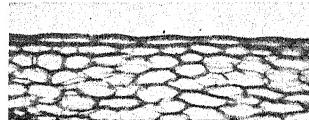
1



2

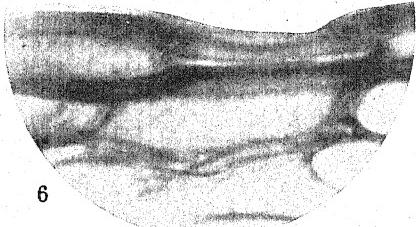


4

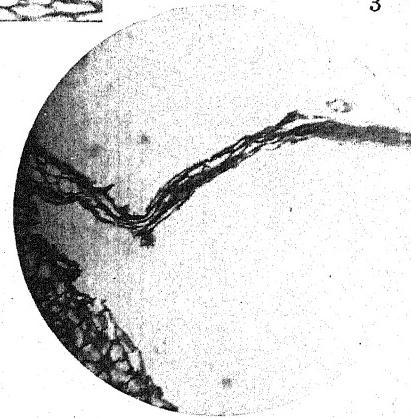


5

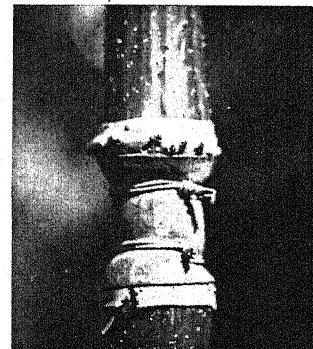
3



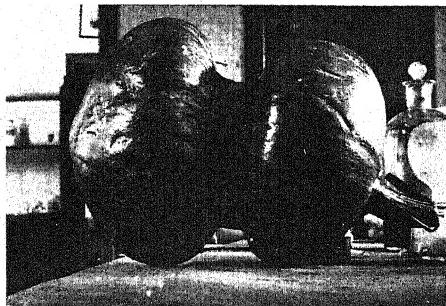
6



8



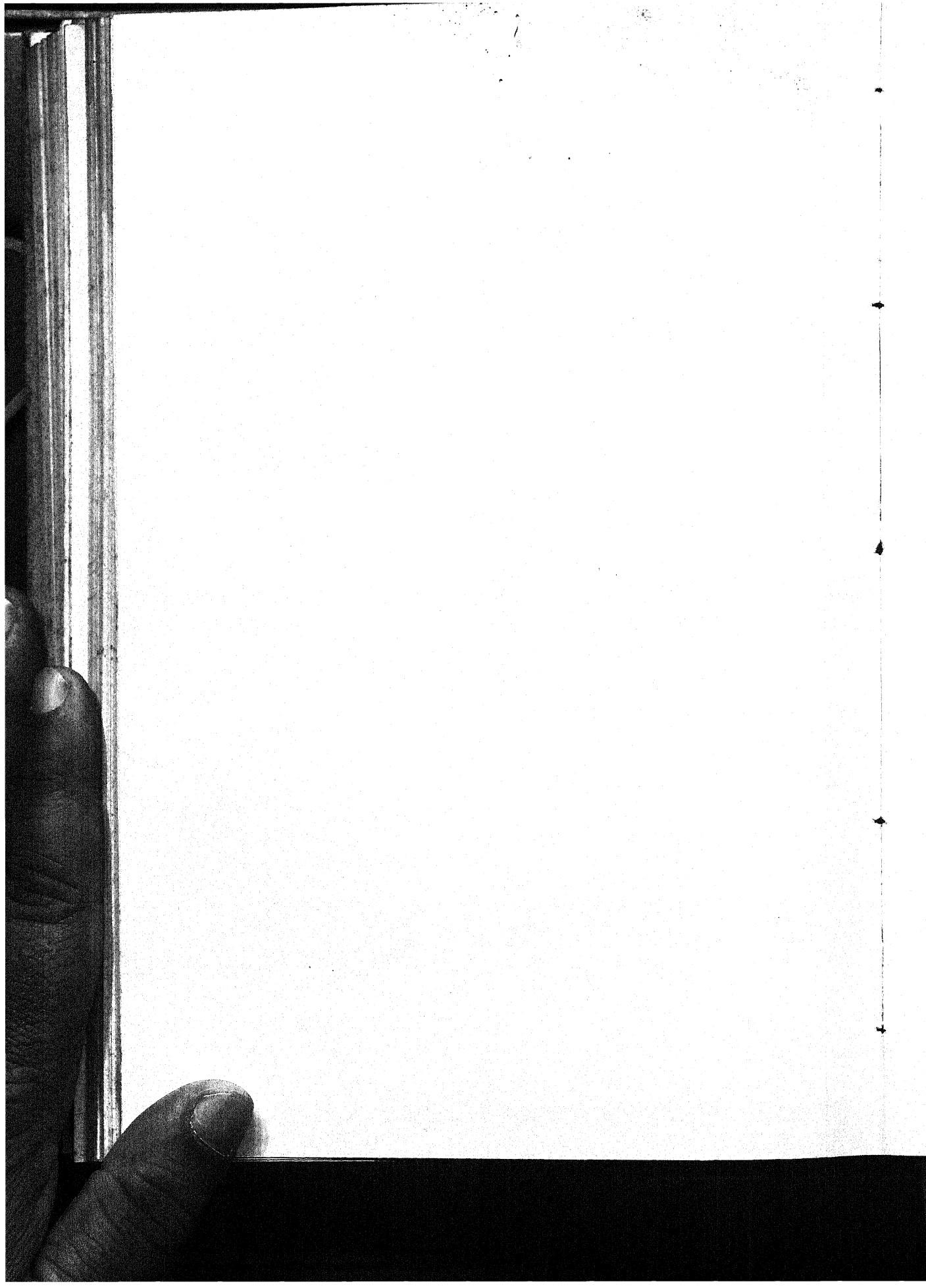
7

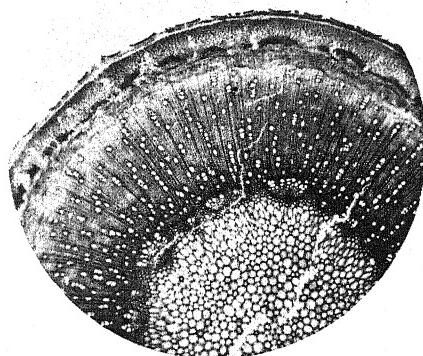


G. GARNIER, Phot.

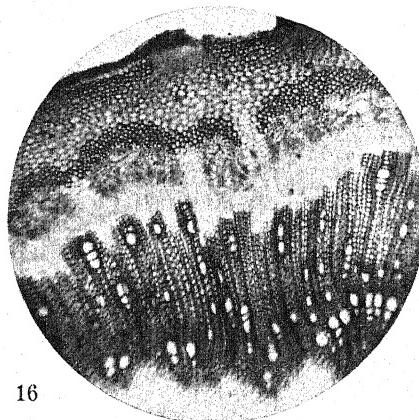
BOUAN, Imp.

Etirement chez les Végétaux.

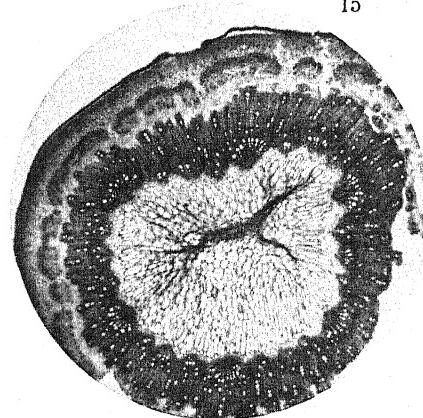




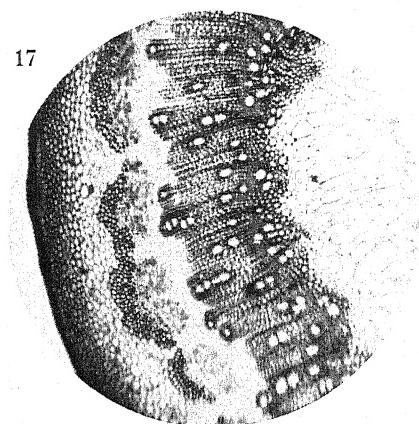
14



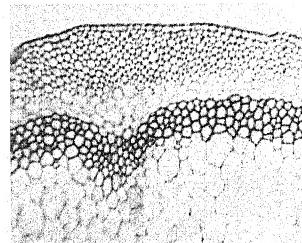
16



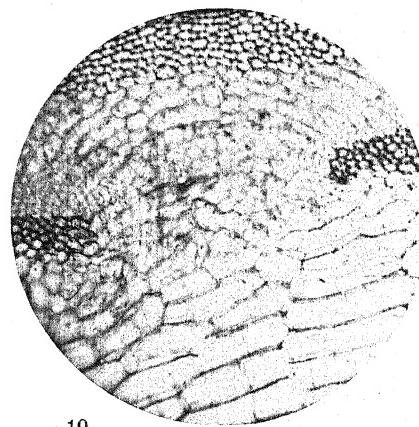
15



17



18



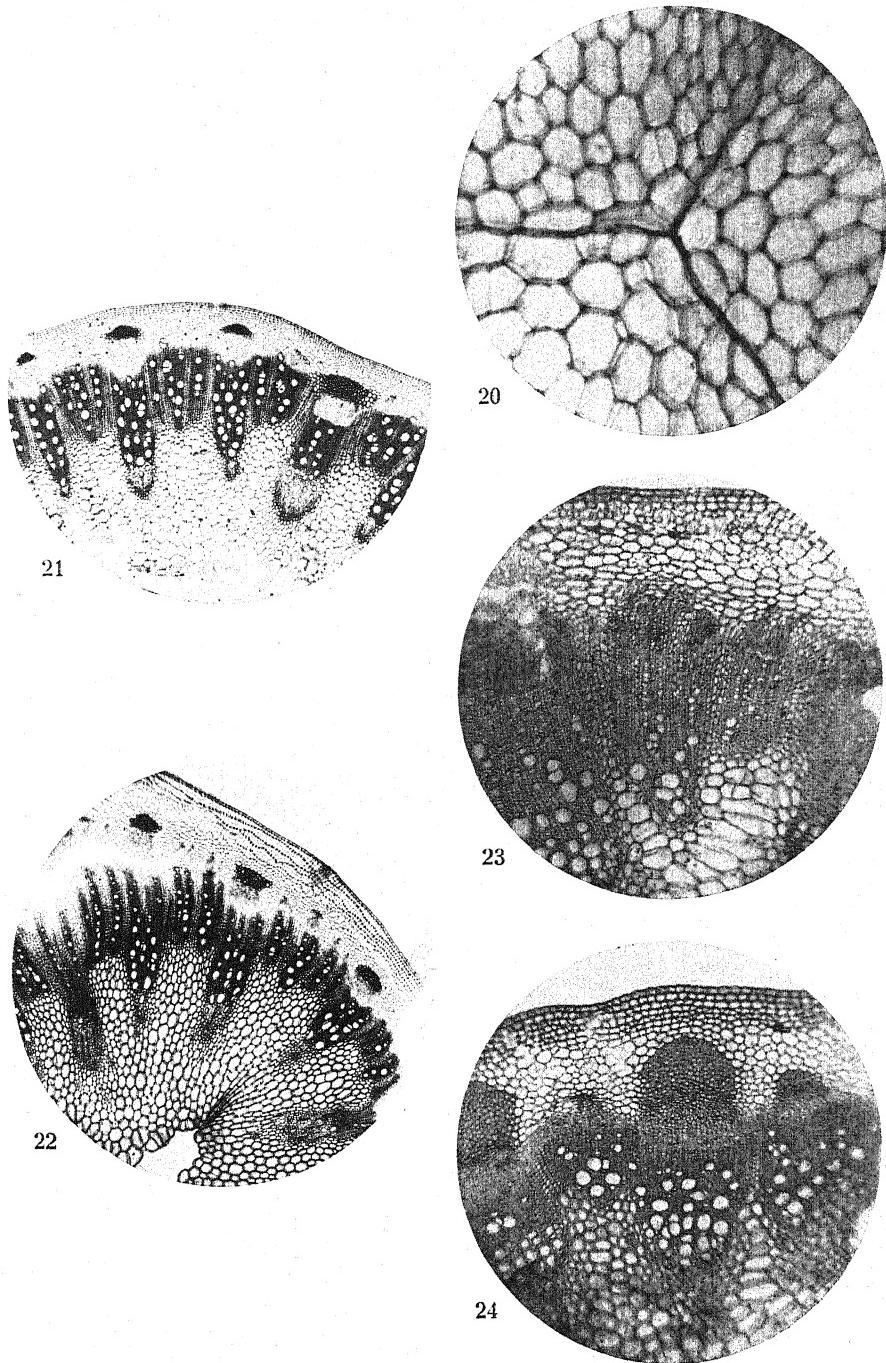
19

BOUAN, Imp.

G. GARNIER, Phot.

Etirement chez les Végétaux.





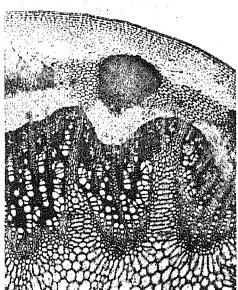
BOUAN, Imp.

G. GARNIER, Phot.

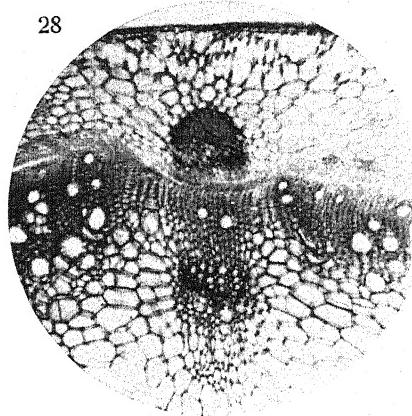
Etirement chez les Végétaux.



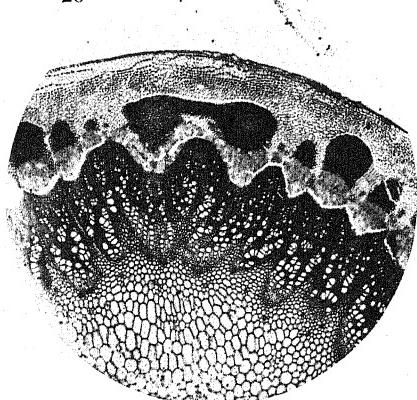
25



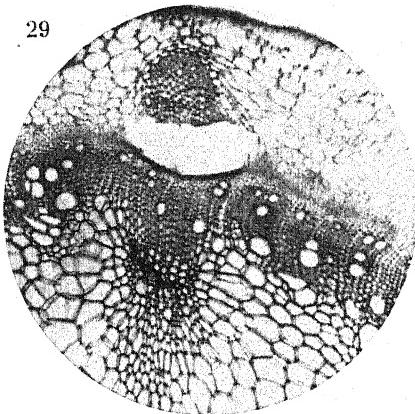
28



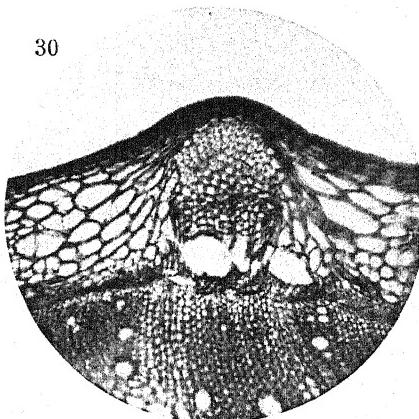
26



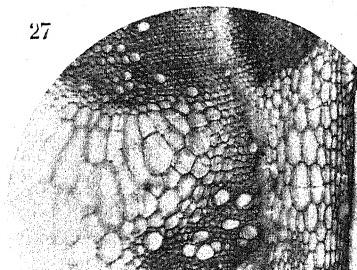
29



30



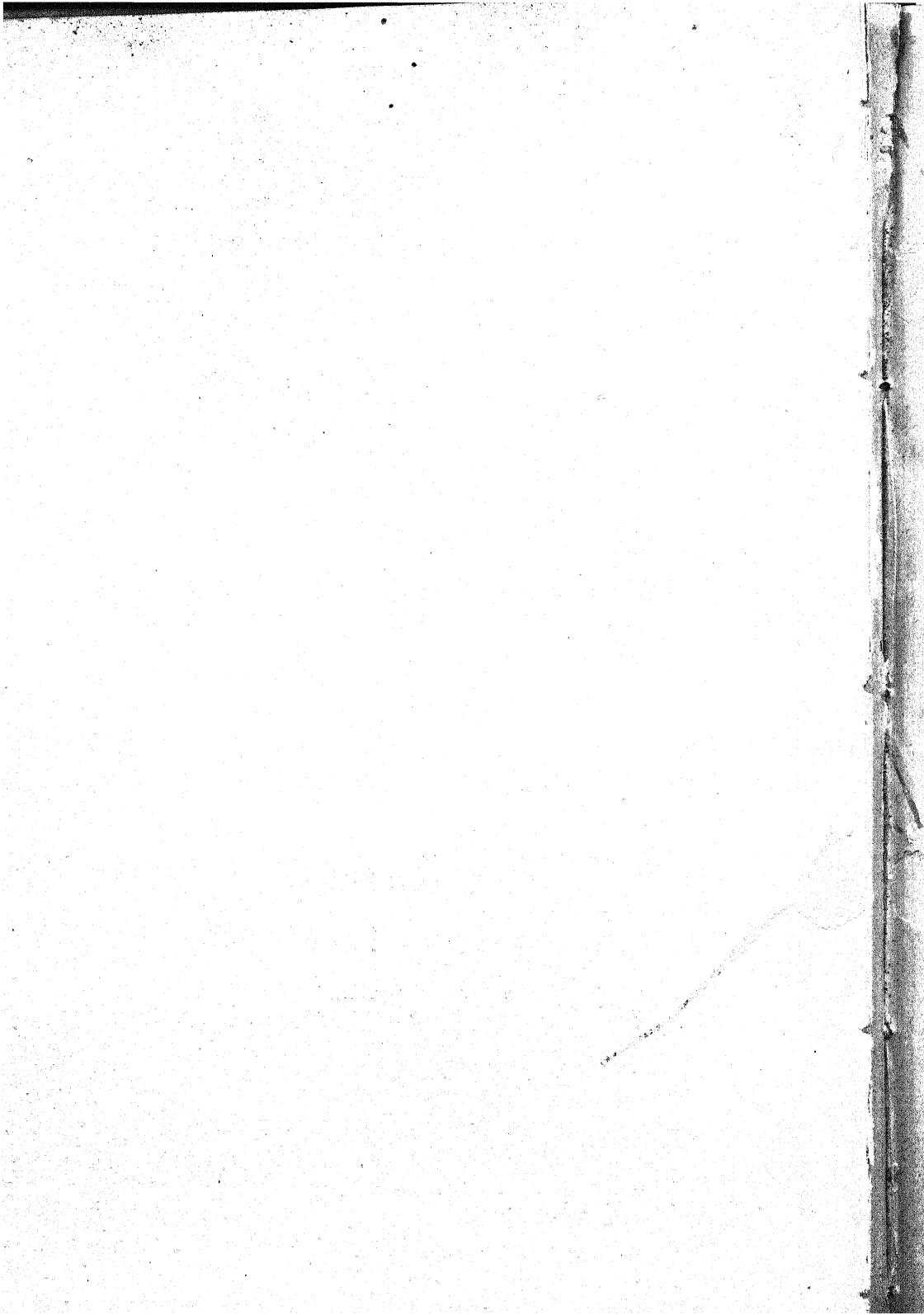
27



BOUAN, Imp.

G. GARNIER, Phot.

Etirement chez les Végétaux.



# ÉTUDE ANATOMIQUE DE LA PLANTULE DE SORGHO

par M. A. REZNIK

## INTRODUCTION

L'organisation des jeunes formes des Graminées a attiré depuis très longtemps la curiosité des Botanistes. Le premier travail qui traite cette question est, à notre connaissance, celui de POITEAU, paru en 1808. Les investigations des nombreux chercheurs, qui se sont succédés depuis le commencement du <sup>e</sup> xixe siècle, portèrent sur l'homologie de certaines parties des plantules, spéciales aux Graminées, telles que : coléorhize, épiblaste, écusson, coléoptile et l'axe compris entre ces deux dernières formations. Deux orientations principales se remarquent dans les publications multiples, parues durant cette longue période. Jusqu'en 1872, on étudiait uniquement la structure de l'embryon à l'état latent ou immédiatement après sa germination. Ce n'est qu'après cette date, marquée par la publication de l'étude de VAN TIEGHEM sur le Cotylédon des Graminées [31], que les Botanistes ont fait intervenir, dans leurs interprétations, les rapports qui existent entre les différentes parties du végétal.

Malgré le nombre considérable de travaux qui ont eu pour objet la structure des plantules des Graminées, leur développement anatomique reste actuellement encore peu connu. La plupart des Botanistes se sont contentés d'étudier et de décrire des niveaux déterminés, qui leur paraissaient être importants, laissant de côté le reste de la plantule. D'autres, tout en décrivant des plantules entières, ont passé sous silence certains niveaux, compliqués, il est vrai, mais très importants dans l'évolution du végétal.

Le présent travail est une description aussi complète que pos-

sible de la plantule de *Sorghum vulgare* Pers. Il a essentiellement pour but de préciser le développement anatomique de ces plantules et la nature qu'il convient d'attribuer au coléoptile et à la portion de l'axe comprise entre ce coléoptile et l'écusson. La plantule de *Sorghum vulgare* Pers. possède une structure relativement simple, par rapport aux autres espèces présentant le même type d'organisation. Elle est généralement dépourvue d'épiblaste et la formation de ses racines adventives peut être retardée jusqu'au vingtième jour qui suit le début de la germination [25 bis]. Bien que cette plantule ait déjà été étudiée par plusieurs Botanistes, notamment par VAN TIEGHEM [31] et, beaucoup plus récemment, par SARGANT et ARBER [26], cette étude méritait d'être reprise.

Les observations de VAN TIEGHEM se rapportent au « mode d'insertion de la première feuille de la plante ». Considérant l'écusson et le coléoptile comme étant deux parties du cotylédon, il décrit le mode de vascularisation de ces deux organes au niveau de leur insertion sur l'axe. Il est très bref, quant à la structure de cet axe et à celle du reste de la plantule. Les descriptions de ces niveaux d'insertion sont d'ailleurs, elles aussi, peu détaillées. L'Auteur n'a suivi que le trajet des nervures, sans s'occuper de leur origine et de leur formation. Les figures qui accompagnent le travail sont plutôt des représentations d'ensemble. Elles ne permettent pas de se rendre exactement compte de l'aspect des sections, telles qu'on peut les observer dans la réalité.

Notre étude nous amène aussi à des conclusions un peu différentes de celles de SARGANT et ARBER. La structure de la portion de l'axe, située entre l'écusson et le coléoptile, chez le *Sorghum*, ne permet pas de la considérer comme résultant de la fusion du « cotyledon stalk » avec l'hypocotyle. Il ne paraît pas exister de différence importante entre les trois faisceaux qui constituent la stèle du mésocotyle. La « transition » du mésocotyle vers la racine primaire ne semble pas être aussi brusque que le prétendent les Auteurs. Il nous a été possible de suivre le développement du tissu vasculaire dans cette région intéressante et il semble que les diagrammes donnés par les Auteurs anglais et par M. BUGNON doivent être légèrement modifiés.

M. BUGNON estime [7] que les relations, qui existent primiti-

vement entre les faisceaux cribro-vasculaires dans la tige des Graminées, peuvent subir des modifications dues principalement aux directions des échanges liquides. L'Auteur a étudié [8], par transparence, des embryons d'*Avena sativa* et les résultats de ses observations sont en accord avec la physiologie de l'embryon à ce stade précoce. Au début de la germination, l'embryon reste encore enfermé dans le fruit et vit aux dépens de ses réserves. C'est, par conséquent, le cordon procambial de l'écusson qui se reconnaît le premier. Puis la différenciation procambiale s'effectue dans la direction du sommet de l'écusson et dans celle de la racine primaire. Les ébauches du tissu procambial des deux nervures du coleoptile n'apparaissent qu'ensuite.

En admettant avec M. BUGNON que le tissu vasculaire des plantules soit susceptible de modifications ultérieures, le développement de ce tissu devrait cependant être suivi à tous les états successifs de la vie du végétal. Il est indiscutable que, pour établir les liens de parenté entre divers organes d'une plantule, il faut examiner les stades aussi jeunes que possible. Mais les organisations ultérieures de l'individu peuvent aussi fournir des renseignements précieux. Cette *étude du développement* paraît d'autant plus importante que la durée, pendant laquelle la plante vit des réserves du fruit, est relativement courte par rapport au reste de son existence.

Beaucoup d'autres Botanistes ont étudié de jeunes plantules. Chez ces jeunes formes l'organisation de l'appareil conducteur, qui passe de l'état procambial à l'état libéro-ligneux, est plus facile à saisir. Mais presque tous ces Botanistes faisaient leurs observations sur des sujets déjà trop âgés. Ainsi VAN TIEGHEM, [31] dans la fig. 30, pl. 14, qui représente la « Section de la plantule de *S. vulgare* au niveau d'insertion de l'écusson », montre qu'à la nervure du scutellum correspondent deux faisceaux du cylindre central de l'axe au voisinage immédiat de l'écusson. Or, cette phase ne s'observe que chez les plantules, déjà avancées en âge, où les premiers stades sont masqués ou supprimés. SARGANT et ARBER [26], Avery [3, 4] ont également étudié des plantules trop vigoureuses.

Les sujets, que nous avons étudiés, ont été choisis à la suite de l'examen d'un grand nombre d'individus d'âge variable. Notre choix fut arrêté sur des plantules de deux jours seulement. Durant

ces 48 heures, ces plantules ont évolué, pendant les premières 24 heures dans l'eau et, pendant la deuxième moitié de leur développement, dans la terre. A cet âge, tout le tissu vasculaire superposé débute par deux vaisseaux seulement, dont il est facile de suivre le développement. Même les plantules, ayant évolué pendant deux jours consécutifs dans la terre, étaient déjà trop vigoureuses et présentaient une structure compliquée. Notre étude a été considérablement facilitée par l'examen des plantules à cet état d'évolution favorable. Il nous a été ainsi possible d'effectuer des observations directes et de réduire les interprétations au strict minimum.

Les schémas qui accompagnent le texte ont été faits à la chambre claire et la disposition du tissu vasculaire est reproduite exactement. Leur grossissement, sauf indication contraire, est de cent environ.

Avant d'exposer les résultats de nos recherches, nous nous faisons un devoir de présenter nos remerciements à tous ceux qui ont contribué à l'élaboration du présent Mémoire. Nous adressons tout particulièrement l'hommage de notre respectueuse et profonde gratitude à M. DAUPHINÉ, Maître de Conférences adjoint à la Sorbonne. Grâce aux conseils éclairés de ce Maître, qui suivit continuellement la marche de nos recherches, nous avons pu donner une interprétation de nos observations successives. Nous avons à cœur aussi d'exprimer notre reconnaissance à MM. les Professeurs R. COMBES et A. GUILLIERMOND, de la Faculté des Sciences de Paris, pour le bienveillant accueil qu'ils nous ont sans cesse réservé ; à M. le Professeur G. NICOLAS, de la Faculté des Sciences de Toulouse et à M. CHALAUD, Professeur à l'Institut Agricole de l'Université de Toulouse, pour la sympathie avec laquelle ils ont toujours suivi nos efforts. Nous ne saurions oublier M. le Professeur Aug. CHEVALIER, du Muséum National d'Histoire Naturelle, auquel nous sommes redevables du matériel utilisé au cours de ces recherches.

#### A. Étude de la plantule de *S. vulgare* avant la germination.

a) *Morphologie.* — Un embryon mûr de *S. vulgare* Pers. mesure trois quarts environ de la longueur du caryopse. Il est situé sur la face bombée de ce fruit plan-convexe et se manifeste à l'extérieur par une proéminence assez marquée. L'écusson est supérieur en

taille au corps de l'embryon proprement dit. Il possède un contour elliptique, assez apparent, lui aussi, sous les enveloppes du fruit.

L'embryon, isolé du caryopse, présente deux parties distinctes, séparées l'une de l'autre par la région où le scutellum adhère à l'axe de l'embryon. Dans sa partie inférieure on remarque la radicule arrondie. La gemmule, qui constitue la deuxième partie de l'embryon, est généralement plus courte que la radicule. Elle est, au contraire,

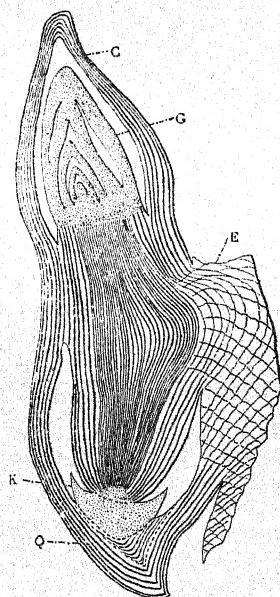


Fig. 1. — *Coupe longitudinale d'un embryon avant la germination. C, coléoptile  
G, gemmule ; E, écusson ; K, coiffe ; A, coléorhize.*

aplatis dorso-ventralement et s'applique, par une de ses faces plates, contre l'écusson. Son sommet est très large et obtus.

Dans la partie supérieure du fruit, le scutellum dépasse le corps de l'embryon de un tiers environ de sa longueur. Vers le bas, il se termine au niveau de la radicule qui fait même légèrement saillie à l'extérieur. La face externe de l'écusson présente une dépression, en forme de gouttière, où se trouve placé l'embryon. Chacun des bords latéraux de cette dépression est allongé en une sorte de lèvre, dont les extrémités libres se touchent par dessus le milieu de l'axe

de l'embryon. Le corps de la future plantule est ainsi entouré et protégé par l'écusson.

b) *Anatomie*. — L'embryon, encore enfermé dans le fruit, est déjà assez bien différencié. Il comprend, dans sa partie supérieure, la gemmule, entourée par le coléoptile. Plusieurs feuilles plumulaires sont partiellement individualisées (fig. 1). Au coléoptile correspond, dans la partie inférieure de l'embryon, la coléorhize. Ces deux gaines sont séparées l'une de l'autre par la région où l'écusson s'insère sur l'axe de l'embryon. Sur la face opposée à celle qui porte l'écusson, les tissus de ces deux gaines, qui semblent se prolonger, sont aussi concrétés au corps de l'embryon sur une certaine

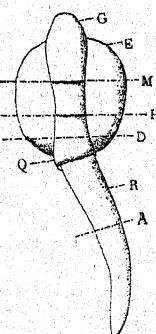


Fig. 2. — *Morphologie de la plantule de deux jours. A, D, H, M.* Niveaux où des coupes transversales ont été pratiquées. *R*, racine. ( $\times 5$ ).

étendue. A l'intérieur de la coléorhize, la disposition des cellules permet de distinguer la coiffe, le cylindre central et le tissu cortical de la radicule.

### B. Étude de la plantule de *S. vulgare* âgée de deux jours.

a) *Morphologie*. — La plantule de *S. vulgare* Pers., âgée de deux jours, possède 8 mm. 5 de longueur (fig. 2). De toutes ses parties, c'est la racine qui est la plus allongée ; elle mesure à elle seule 6 mm. Les parties aériennes de la plantule ne mesurent donc que 2 mm. 5 de long. La portion de la racine, située immédiatement sous le nœud scutellaire, est encore entourée par la base de la coléorhize.

L'écusson, comme on le sait, ne s'accroît pas pendant la germination. Le niveau de son insertion sur l'axe hypocotylé est à peine marqué. Le nœud du coléoptile est plus apparent extérieurement. La portion de l'axe de la plantule, qui sépare ces deux niveaux d'insertion, mesure moins de un millimètre de longueur. Le scutellum adhère au corps de la plantule sur toute l'étendue de cet axe.

b) *Anatomie.* — L'étude anatomique de la plantule pourrait se faire de haut en bas, en suivant les traces foliaires et gemmulaires. La description de bas en haut est cependant plus commode et c'est

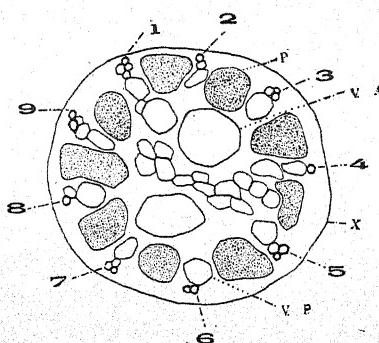


Fig. 3. — Niveau *a*. 1 à 9, les 9 convergents de la racine. P, phloème ; V. A., vaisseau axile ; V. P., vaisseau profond ; X, limite extérieure du péricycle ; au centre de la racine se trouvent les cellules agrandies de la moelle.

cette deuxième méthode que nous allons adopter. Elle présente, en effet, sur la première l'avantage de faciliter l'examen de la succession des diverses phases du tissu vasculaire dans leur ordre de formation, tout en n'excluant pas la possibilité de suivre l'origine et l'évolution des faisceaux des différents membres de la plantule.

### I. *Structure de la racine.*

La racine de la plantule, âgée de deux jours, comprend neuf convergents sensiblement équidistants et rapprochés les uns des autres. À un niveau, situé à 2 mm. au-dessous de la partie inférieure du caryopse (niveau *a*), on aperçoit les neuf faisceaux du xylème alternants avec autant de paquets de phloème (fig. 3). La constitution de ces faisceaux ligneux est semblable à celle de la plupart

des Monocotylédones. Chacun d'eux est formé de deux à trois, rarement de quatre vaisseaux de protoxylème alterne, dont le calibre augmente progressivement vers le milieu de la stèle. Le vaisseau centripète le plus profond de chaque faisceau possède un diamètre beaucoup plus grand que celui des autres éléments ligneux. Nous désignerons, au cours de notre exposé, ces derniers vaisseaux sous le nom de vaisseaux alternes profonds ou intérieurs. Plus encore vers le milieu du cylindre central et, généralement dans l'intervalle

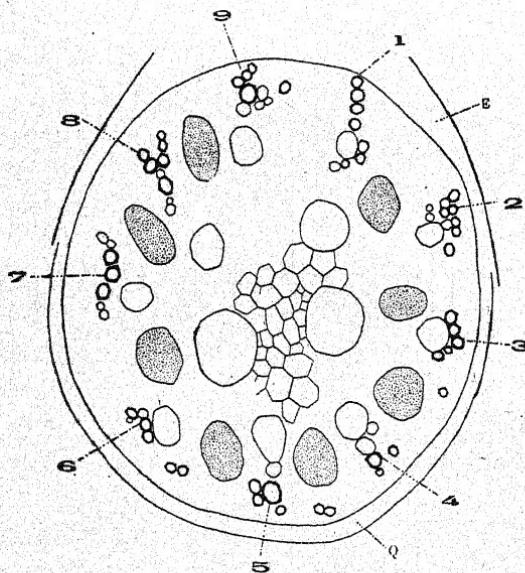


Fig. 4. — Niveau d.

entre deux cordons vasculaires voisins, sont situés trois vaisseaux axiles. Ces vaisseaux axiles, de très grande dimension, se forment avant les autres, mais ne lignifient leurs parois que longtemps après. Ils se rattachent plus ou moins facilement, suivant la vigueur des individus, aux faisceaux alternes. Signalons, enfin, la présence, au centre de la stèle de cette racine, de cellules médullaires de taille supérieure à celle des autres éléments du conjonctif.

## II. Structure de l'hypocotyle et du niveau d'insertion de l'écusson.

A mesure qu'on approche du niveau d'insertion de l'écusson, la stèle de la racine s'accroît et de nouveaux vaisseaux alternes apparaissent. Ainsi le protoxylème alterne de certains faisceaux du niveau *c*, situé un peu au-dessous du niveau *d* (fig. 4), est formé de six vaisseaux centripètes.

Au-dessus de ce niveau *c*, certains vaisseaux centripètes cessent

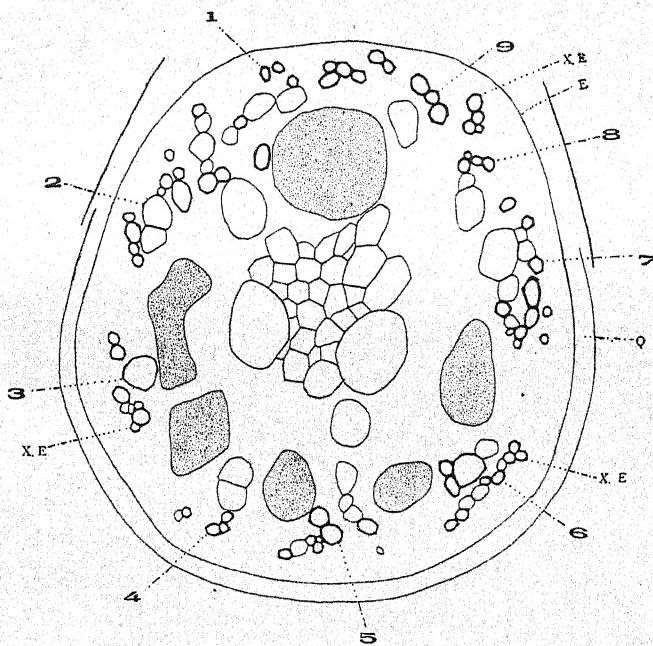


Fig. 5. — Niveau *e*. X. E. Xylème en position externe.

graduellement de se différencier et d'autres vaisseaux se forment de chaque côté du xylème alterne fonctionnel. On assisterait, par conséquent, au stade de « transition » de la phase alterne à la disposition intermédiaire. Mais, tandis que les éléments ligneux intermédiaires prennent habituellement naissance vers l'intérieur du phloème, chez les plantules de Sorgho, des éléments de xylème se forment à l'extérieur de ce tissu criblé. Bien qu'apparaissant après la phase alterne et avant la disposition superposée, ce xylème diffère du

tissu vasculaire intermédiaire par sa position particulière à l'extérieur du phloème. Appelons-le, pour le distinguer du xylème véritablement intermédiaire dans le temps et dans l'espace, *xylème externe*.

Aux niveaux successifs supérieurs (*d*, *e*, fig. 4 et 5) le nombre d'éléments de *xylème externe* augmente de plus en plus. Les nouveaux vaisseaux apparaissent surtout du côté de l'insertion de l'écusson.

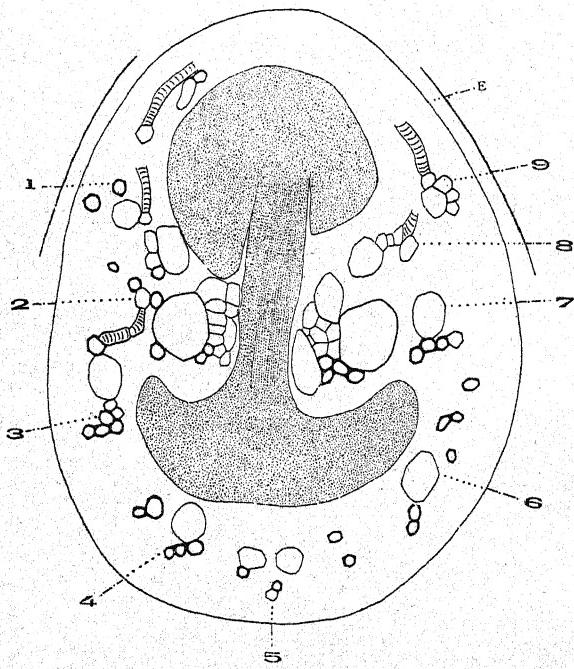


Fig. 6. — Niveau *f*. Le phloème présente la forme d'un double *T*.

Tous les espaces entre les faisceaux : 7, 8, 9, 1 et 2 se trouvent en être occupés et l'ensemble du tissu vasculaire de cette moitié de la stèle paraît, en apparence, être disposé suivant un demi-anneau presque continu.

Le tissu criblé correspondant aux faisceaux vasculaires énumérés et qui appartient à la trace vasculaire de l'écusson, subit aux niveaux *e* et *f* (fig. 5, 6) une modification un peu analogue à celle du xylème. Tous les éléments de ce phloème, déplacés vers l'intérieur

par la formation du *xylème externe*, se rapprochent et se réunissent d'abord en deux, puis en une seule plage circulaire.

Le tissu conducteur de l'autre moitié de la stèle se modifie peu après dans le même sens que celui de la moitié du côté de l'écusson. Et cela, toutefois, sans que le *xylème externe* atteigne, dans cette

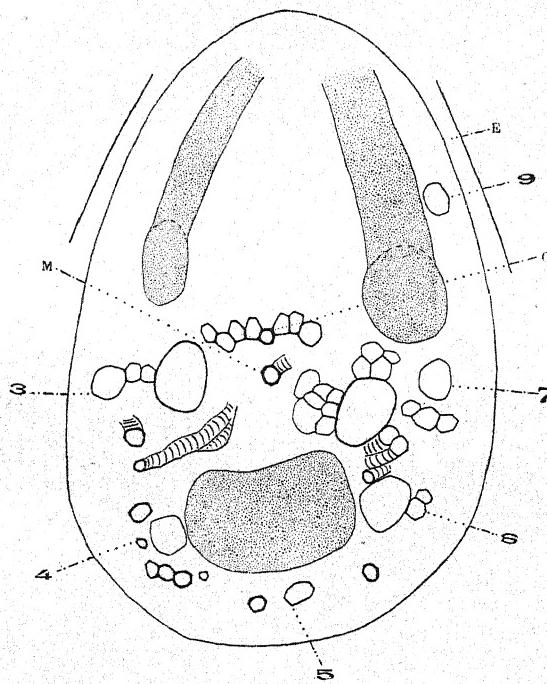


Fig. 7. — Niveau *g. c.*, premier vaisseau de la trace du coléoptile, entouré d'éléments accessoires. — *m.*, vaisseau de la nervure principale de la première feuille végétative.

moitié de la stèle, un degré de développement aussi important que dans la moitié opposée.

Au-dessus du niveau *e* (fig. 5), d'autres vaisseaux centripètes et certains vaisseaux *externes* cessent de se former. Très souvent, ces éléments conducteurs, avant de perdre leur caractère différencié, semblent s'anastomoser avec des éléments voisins encore en plein fonctionnement. Ce sont les faisceaux : 1, 2, 9, 8 les plus rapprochés de l'écusson, et le faisceau 5, lui, directement opposé, qui sont les

premiers affectés par cette modification. Les éléments du faisceau 8, en outre de leur signification peu marquée au niveau *f* (fig. 6), se trouvent être disposés plus profondément dans la stèle que les éléments des faisceaux voisins. Au niveau *g* (fig. 7) on n'aperçoit plus aucun vaisseau de ce cordon vasculaire. Ce sont d'abord ses éléments centripètes de petit calibre qui cessent de se former, puis ses gros vaisseaux alternes.

Des faisceaux : 9, 1 et 2 il ne persiste, au niveau *g*, que le gros vaisseau profond du faisceau 9. Les éléments *externes* des faisceaux 1 et 9, avant leur disparition complète, se différencient horizontalement dans la direction de l'écusson (niveau *f*, fig. 6). Cette dernière phase est particulièrement perceptible chez des plantules plus avancées en âge. Elle se produit chez ces individus plus vigoureux au niveau où la trace vasculaire de l'écusson se différencie dans la stèle de l'hypocotyle.

Les éléments du faisceau 5 disparaissent plus lentement que ceux des faisceaux : 1, 2, 9 et 8. Ce n'est qu'immédiatement au-dessous du niveau sur lequel la nervure de l'écusson apparaît dans la stèle, qu'on n'observe plus trace de ce cordon vasculaire ; même son gros vaisseau interne cesse de se former.

Au niveau *f* (fig. 6), les faisceaux criblés de la moitié de la stèle opposée à l'écusson et qui correspondent aux nervures des premières feuilles gemmulaires se fusionnent, à leur tour, en une grande plage. L'aspect que l'ensemble du phloème présente à ce niveau ressemble, en apparence, à celui d'un double T.

A moins d'un demi-millimètre au-dessous du plan de l'insertion de l'écusson (niveau *g*), les traces foliaires commencent à se préciser davantage. Les éléments de la masse du phloème se répartissent en trois faisceaux distincts. Deux de ces faisceaux, qui appartiennent à la nervure de l'écusson, se trouvent disposés du côté de ce dernier. Le troisième faisceau criblé, plus gros que les deux précédents, et qui correspond aux faisceaux gemmulaires, est situé entre les cordons vasculaires 4 et 6.

En résumé, des neuf convergents qui constituent la stèle de la racine, six semblent correspondre à la nervure scutellaire. Les trois autres se rapporteraient aux nervures des premières feuilles plumulaires. Trois de ces neuf faisceaux radiculaires cessent de se former

à un certain niveau de l'hypocotyle. Ses six autres faisceaux sont plus ou moins représentés dans l'axe au-dessus du scutellum et cela quel que soit le nombre de faisceaux que contient la racine. Il est intéressant de remarquer que, malgré une certaine irrégularité apparente dans le développement du tissu conducteur de la racine, un parallélisme assez marqué s'observe dans le développement de ses faisceaux correspondant à la trace scutellaire, d'une part, et ceux qui se rapportent aux traces foliaires, de l'autre. Cette correspondance dans l'évolution légèrement décalée dans le temps, est très nette dans l'espace. Elle s'effectue parfois même dans un certain sens topographique et suivant un rapport numérique proportionnel à chacune des deux parties de l'ensemble de la stèle.

Ainsi, sur les trois convergents qui disparaissent dans l'hypocotyle, un (le faisceau 5) appartient aux trois faisceaux qui correspondent aux traces plumulaires. Ce faisceau 5 a été disposé, aux niveaux inférieurs, entre les faisceaux 6 et 4. D'autre part, des six convergents qui se relient à la trace scutellaire, deux n'apparaissent plus dans l'hypocotyle. Ce sont les faisceaux 2 et 8, situés respectivement entre les faisceaux 1 et 3, 9 et 7, qui cessent de se différencier.

C'est aussi au niveau *g* que débute la phase superposée de la plantule. Les éléments centrifuges se montrent d'abord au nombre de deux. Un de ces deux vaisseaux, le plus rapproché de l'écusson, est, comme on le verra plus tard, le premier vaisseau du coléoptile. Affectons lui la lettre *c*. L'autre vaisseau centrifuge, qui se reconnaît en même temps que le vaisseau *c* ou un peu avant lui, est le premier vaisseau de la nervure principale de la première feuille végétative. Affectons lui la lettre *m*. Les deux éléments conducteurs, bien différenciés, sont entourés d'un nombre important d'autres vaisseaux, beaucoup moins longs et à parois plus minces. Ces vaisseaux courts ne se forment que sur une longueur réduite de l'hypocotyle. Leur formation a précédé l'apparition des premiers éléments superposés. Nous reviendrons plus loin sur l'origine et la fonction de ces éléments conducteurs courts.

### III. *Vascularisation de l'écusson.*

La trace quelque peu individualisée du tissu conducteur de l'écusson n'apparaît, dans la stèle de l'hypocotyle, que sur une

étendue assez restreinte. Sur la coupe qui précède le niveau *h* (fig. 8), on distingue, dans cette stèle, cinq vaisseaux superposés. Un de ces vaisseaux est situé latéralement par rapport aux quatre autres disposés en ligne droite. Ce n'est que sur le plan même de l'insertion de l'écusson (niveau *h*) qu'aux cinq vaisseaux précédents

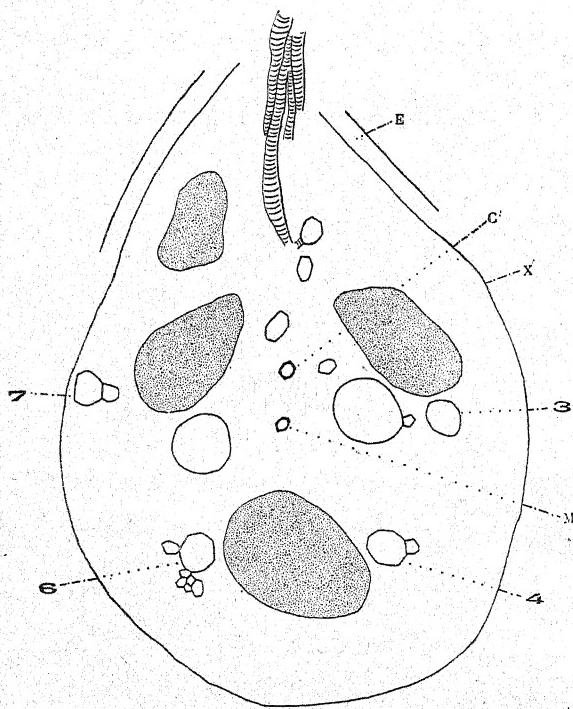


Fig. 8. — Niveau *h*.

s'ajoute un sixième qui est allongé horizontalement à partir de la feuille séminale.

Du tissu vasculaire de l'hypocotyle il ne persiste au niveau *h* que les gros vaisseaux profonds des cordons : 3, 4, 6 et 7, les deux vaisseaux axiles et quelques rares éléments *externes* peu différenciés.

La suite du développement de la trace scutellaire dans la stèle de l'hypocotyle est assez facile à suivre. C'est déjà au stade de deux vaisseaux superposés (niveau *g*, fig. 7) que le tissu criblé de la

nervure de l'écusson se différencie transversalement vers l'intérieur de la stèle. Le tissu ligneux de cette nervure ne se développe dans la même direction qu'au stade de six vaisseaux superposés (niveau *h*). Le sixième vaisseau, le plus externe de la file, provient de l'écusson. À ce premier vaisseau scutellaire transversal s'ajoutent trois ou quatre autres vaisseaux apparus, dans la stèle, sur le même plan, mais au voisinage presque immédiat du péricycle.

La nervure de l'écusson, complètement formée, possède une structure superposée. Elle s'étend sur toute la longueur du scutellum,

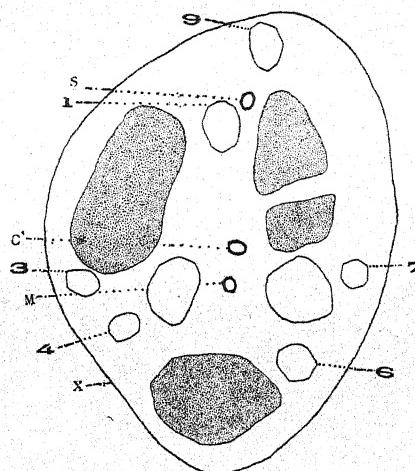


Fig. 9. — Niveau *i*. *S*, vaisseau scutellaire.

à partir du niveau de son insertion sur l'axe hypocotylé. La partie descendante de l'écusson est dépourvue généralement de tissu conducteur. Simple à la base, cette nervure serait, d'après SARGANT et ARBER [26], ramifiée dans sa partie supérieure vers la face dorsale.

#### IV. Structure de la portion de l'axe située au-dessus de l'écusson.

Immédiatement au-dessus du niveau *h*, la phase superposée de la plantule se trouve à nouveau réduite aux deux vaisseaux centrifuges *m* et *c*. On retrouve encore à ce niveau les cinq vaisseaux de la trace scutellaire allongés dans la direction de ce dernier. Ces vaisseaux sont en voie de régression ; tous, sauf un, cessent entière-

rement d'apparaître sur le niveau *i* (fig. 9). Le vaisseau scutellaire unique qui reste dans l'axe, continue à se former jusqu'au niveau d'insertion du coléoptile. Affectons à ce vaisseau unique du scutellum la lettre *s*. Les éléments *externes* de l'hypocotyle ne se reconnaissent plus à partir de la base de cet axe. Par contre, les deux gros vaisseaux profonds des faisceaux 9 et 1, qui ont été masqués sur les niveaux *g* et *h* par le recloisonnement des tissus, en rapport avec la formation de la trace scutellaire, réapparaissent au-dessus du niveau *h*. Du tissu vasculaire de l'hypocotyle on ne distingue donc, dans cet axe, que les gros éléments internes des faisceaux :

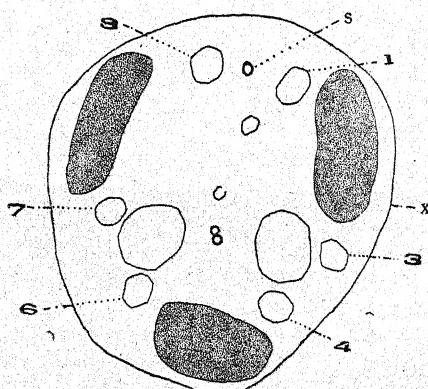


Fig. 10. — Niveau *k*.

1, 3, 4, 6, 7, 9 et les deux vaisseaux axiles. Tous ces éléments de l'hypocotyle possèdent des parois faiblement lignifiées. Ils ne subissent aucune modification tout le long de la portion de l'axe jusqu'au noeud du coléoptile.

Le tissu criblé possède sur toute l'étendue de l'axe, disposé au-dessus de l'écusson, l'organisation que nous avons décrite pour le niveau *g*. Il ne subit également aucune modification sur toute la longueur de cet axe. Parfois les éléments d'une des plages, situées de chaque côté du vaisseau *s*, se dédoublent en deux paquets distincts, mais se réunissent à nouveau au niveau supérieur.

Le stade de trois vaisseaux superposés (*m*, *c*, *s*) s'observe dans l'axe jusqu'un peu au-dessus du niveau *i*. Au niveau *k*, (fig. 10) réapparaît brusquement le stade de cinq vaisseaux centrifuges. Ce

stade est très semblable à celui qu'on remarque au niveau *h*. Dans la partie de l'axe, disposée au-dessus du niveau *k*, le nombre d'éléments superposés est encore variable d'une coupe à l'autre. Mais dans l'ensemble ce nombre augmente progressivement jusqu'à un peu au-dessous du nœud du coléoptile, où on compte sept vaisseaux, nombre qui n'a jamais été atteint à aucun autre niveau de l'axe, examiné jusqu'ici. Quelques-uns de ces vaisseaux sont peu différenciés.

#### V. *Vascularisation du coléoptile.*

Le développement du tissu conducteur au niveau d'insertion du coléoptile est marqué par une accélération basifuge très pro-

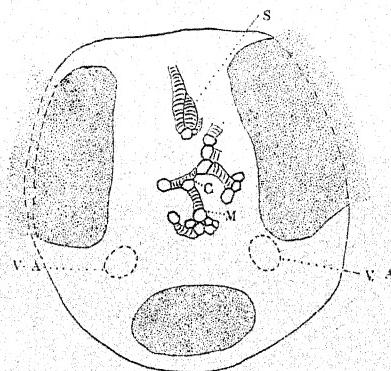


Fig. 11. -- Niveau *l<sup>1</sup>*.

noncée. Les deux faces d'une même coupe *l<sup>1</sup>* présentent deux stades de formation très différents l'un de l'autre. Tandis que sur la face inférieure, on ne compte que trois vaisseaux superposés, peu encore lignifiés, l'autre face (*l<sup>1</sup>*, fig. 11) présente, aux emplacements précédents des vaisseaux *c* et *m*, deux groupes d'éléments assez nombreux et reliés entre eux par des anastomoses. Au lieu du vaisseau unique *s*, qui se différencie de plus en plus vers l'intérieur de la stèle, on en aperçoit sur cette face supérieure de la coupe, deux, allongés horizontalement dans la direction du groupe d'éléments *c*. Du xylème alterne, il ne persiste, sur ce plan, que les deux vaisseaux axiles, à peine distincts. Les éléments périphériques d'un des deux faisceaux criblés latéraux de la trace scutellaire sont allongés transversa-

lement au niveau *l*. Sur la face *l'*, les éléments de l'autre faisceau latéral se trouvent allongés dans la direction opposée à la précédente.

Au niveau *m* (fig. 12), on n'observe plus aucun élément conduc-

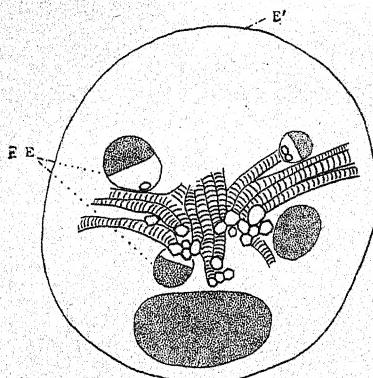


Fig. 12. — Niveau *m*. E', Côté de l'insertion de l'écusson ; F. E, Faisceau de l'épicotyle.

teur correspondant directement à ceux de l'hypocotyle. Les éléments différenciés autour du vaisseau *c*, sont répartis en deux groupes

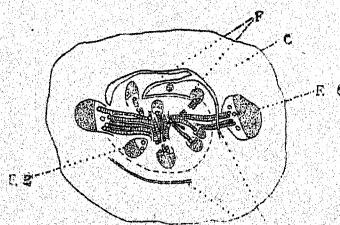


Fig. 13. — Niveau d'insertion du coléoptile chez une plantule ayant évolué pendant deux jours dans la terre. f, Ebauches de la première feuille végétative ; F. C, Faisceau du coléoptile ; L, Lignes suivant lesquelles le coléoptile se sépare de l'épicotyle ; F. E, Faisceau de l'épicotyle ( $\times 60$  fois environ).

latéraux. Ils sont allongés, eux aussi, de chaque côté de la stèle. Ce sont les traces de deux nervures coléoptilaires. Chacune de ces nervures du coléoptile possède, dès son individualisation, une structure superposée. Elle est formée à la partie inférieure, géné-

ralement, par quatre vaisseaux de petit diamètre et par une plage relativement grande de phloème. Chez des individus un peu plus vigoureux, ce faisceau de phloème est parfois divisé en deux et le nombre d'éléments ligneux est plus élevé. Les nervures du coléoptile, ainsi formées, parcourrent cet organe jusqu'à son sommet.

Souvent les traces des nervures du coléoptile apparaissent, dans la stèle, aux emplacements très rapprochés de l'insertion précédente de l'écusson. Mais, très vite, elles se trouvent être situées en deux points de l'axe diamétralement opposés l'un à l'autre. Ce développement est très rapide et s'effectue dans l'épaisseur d'une seule coupe.

A ce même niveau *m*, on aperçoit déjà plusieurs faisceaux cribro-vasculaires jeunes. Ce n'est qu'ici, par conséquent, que commence la structure de l'épicotyle proprement dit. Chez des individus un peu plus âgés, il existe, à ce niveau, un nombre beaucoup plus important de ces faisceaux conducteurs (fig. 13).

### C. Discussion et conclusions.

#### 1<sup>o</sup> Développement du tissu vasculaire dans la région située entre la racine et la tige.

Les dispositions, que le tissu vasculaire peut affecter entre les phases alterne et superposée, nettement définies, n'ont pas encore été décrites pour la plupart des Graminées. SARGANT et ARBER [26] s'expriment à propos de l'anatomie de la région, qui se trouve entre la racine et la tige, dans les termes suivants : « the method of transition from stem to root structure is almost completely masked by the disturbance caused by root insertions ». Bien que les plantules de Sorgho, que les Auteurs ont étudiées, ne possédaient encore pas de « caulin roots », elles admettent la préexistence des « plates insertion » des racines. Au-dessous de ces « plates insertion », l'axe de la plantule serait brusquement transformé en racine primaire. Sous le nom de « plates insertion », les Auteurs désignent des formations vasculaires, disposées suivant la forme d'un croissant à l'intérieur des faisceaux criblés.

L'origine de ces formations de xylème et leur apparition avant celle des racines adventives ne permettent pas de les rapporter à ces dernières. Chez les plantules jeunes, ces « plates insertion » font

d'ailleurs défaut. Leur discussion, qui nous entraînerait trop loin, sort, par conséquent, du cadre que nous nous sommes tracé ici.

Dans l'étude comparative que AVERY a publiée tout récemment [4], l'Auteur admet qu'il n'y a pas de région de « transition » dans l'hypocotyle des Graminées. La transition serait, d'après ce Botaniste, localisée uniquement dans la tige. Elle apparaîtrait déjà au nœud scutellaire et se poursuivrait ensuite graduellement dans les entre-nœuds supérieurs successifs, où l'Auteur a observé des faisceaux libéro-ligneux de mieux en mieux différenciés.

AVERY a examiné des individus déjà trop vigoureux. Dans l'axe de ces plantules, situé au-dessus de l'écusson, l'Auteur distingue à la fois les structures « exarch » et « endarch ». Ce que cet auteur anglais appelle « endarch collateral bundle » ne serait autre chose que les « plates insertion » de SARGANT et ARBER.

Malgré les recherches très minutieuses de ces Botanistes anglais, leurs conclusions ne s'accordent pas entièrement avec nos observations. Le tissu vasculaire des plantules de Sorgho présente, sauf quelques légères modifications, les mêmes phases évolutives que la plupart des autres végétaux. Sa disposition alterne, dans la racine, et sa phase superposée, dans la partie supérieure de l'hypocotyle, n'offrent rien de particulier. Seule la phase intermédiaire présente une certaine irrégularité dans son développement.

La phase intermédiaire se forme dans le temps et dans l'espace, comme son nom l'indique, entre les dispositions alterne et superposée. Bien qu'elle représente une disposition nettement déterminée, elle semble essentiellement établir la liaison entre ces deux phases à caractères presque invariables. Le rôle des éléments intermédiaires est quelque peu accessoire et leur formation ne s'opère que sur une longueur du végétal relativement restreinte, par rapport aux dispositions alterne et superposée qui, elles, déterminent les structures précises et constantes de la racine et de la tige. En raison de sa fonction, d'ordre un peu secondaire et auxiliaire, cette phase est susceptible des modifications, provoquées par les particularités anatomiques de certains groupes de plantes. CHAUVEAUD, lui-même, s'était déjà rendu compte des anomalies que cette phase peut présenter [14].

A la phase intermédiaire, connue chez la majorité des plantes,

correspond, chez les plantules de Sorgho, deux positions successives du xylème. On pourrait appeler ces positions : a) *position externe* et b) *position accessoire, auxiliaire* ou d'autres noms analogues. Nous allons examiner ces deux positions du xylème l'une après l'autre.

a) *Position externe*. — La formation du tissu vasculaire *externe* semble être liée à la structure très dense de la stèle de la racine. Cette stèle comprend, comme on l'a vu, un nombre élevé de cordons vasculaires très rapprochés les uns des autres. Ces cordons sont disposés suivant une symétrie rayonnée et le calibre de leurs éléments s'agrandit vers l'intérieur de la stèle. Les intervalles entre deux faisceaux voisins se trouvent particulièrement réduits à leurs extrémités internes. Or, c'est précisément dans ces intervalles que le xylème intermédiaire prend généralement naissance. Ajoutons que les vaisseaux axiles occupent également une partie importante de la surface du milieu de la stèle. La formation d'éléments intermédiaires étant fortement gênée par un système si développé de xylème alterne, un nouveau tissu vasculaire apparaît extérieurement au phloème.

Voici ce que dit CHAUVEAUD [14] à propos des variations que peut présenter la disposition intermédiaire : « La phase intermédiaire paraît souvent supprimée : quand les faisceaux vasculaires sont très nombreux et très rapprochés des faisceaux criblés ; quand les faisceaux criblés, séparés d'abord par les vaisseaux alternes se réunissent l'un à l'autre, après suppression de ces vaisseaux alternes etc. ». Ces cas, comme nous l'avons vu, se trouvent être réalisés dans les plantules de Sorgho, mais au lieu de la suppression de la phase intermédiaire, des éléments ligneux se forment extérieurement au phloème.

L'existence de ces *éléments externes* n'est, d'ailleurs, pas propre à la famille des Graminées. Ils peuvent se former chez d'autres Monocotylédones et ont été décrits par VAN TIEGHEM [33, p. 99 et suivantes] chez l'Asperge. Voici comment l'éminent Botaniste s'exprime au sujet de cette Liliacée : « Dans l'Asperge, c'est l'assise sous-péricyclique qui différencie ses cellules en vaisseaux à droite et à gauche de chaque faisceau ligneux, de manière à donner en

apparence à celui-ci la forme d'un T ; les vaisseaux surnuméraires appartiennent ici aux rayons ».

b) *Position accessoire*. — Un peu au-dessous du niveau auquel se forment les premiers éléments superposés, on voit apparaître de nombreuses formations vasculaires (fig. 14). Ces formations se

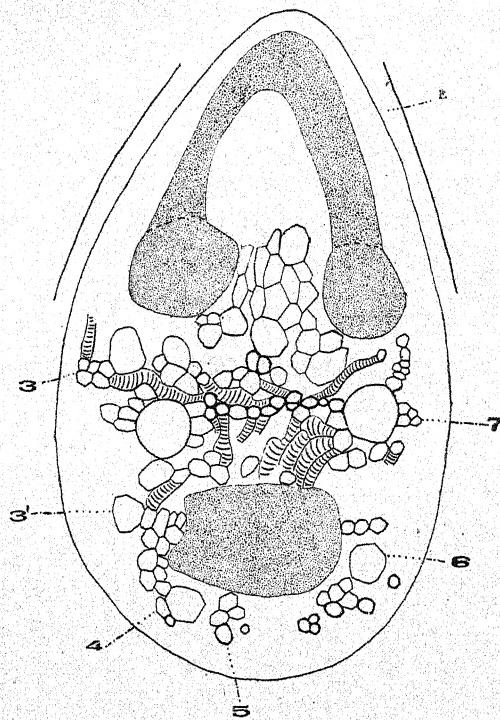


Fig. 14. — Niveau situé au-dessous de celui, représenté sur la fig. 7. La racine de cette plantule comprend dix convergents. Même plantule que fig. 13.

différencient aux dépens de cellules agrandies de la moelle, dont la présence fut signalée précédemment. Elles sont plutôt courtes et pourvues de parois peu lignifiées. Ces parois portent des épaissements circulaires ou spiralés, mais peuvent aussi être munies d'autres ornements. Ces éléments vasculaires ne se forment, dans les individus jeunes, que sur une longueur très réduite. Au-dessous du niveau de l'insertion de l'écusson, ils sont particulièrement

nombreux et forment un lacis vasculaire très dense. Certains d'entre eux sont allongés horizontalement et semblent relier les vaisseaux superposés aux *éléments externes* et centripètes. Au stade de deux vaisseaux superposés, le nombre de ces *éléments accessoires* commence à diminuer et, au niveau de cinq vaisseaux centrifuges, on n'en aperçoit plus du tout. Chez les plantules plus âgées, ils se reconnaissent à une distance plus éloignée de l'écusson et se forment sur une longueur de l'axe beaucoup plus importante.

L'épaississement des parois de certaines cellules médullaires du centre de la stèle a déjà été remarqué par Avery [4], chez *Zea Mays*. Mais l'Auteur n'a pas suivi les transformations ultérieures de ces éléments de la moelle. SARGANT et ARBER [26] ont observé, au-dessous de l'écusson, une formation très complexe de xylème et de phloème. Ces Botanistes rapportent cette formation à l'apparition de « roots caulin ». Mais chez les Sorghos, les racines adventives ne se forment que très tard. Elles traversent l'écorce de l'axe quelques millimètres au-dessus du scutellum et non pas au-dessous de lui [25 bis]. Cette formation complexe de xylème paraît appartenir à l'axe de la plantule et serait sans rapport avec la formation des racines. Son apparition serait plutôt liée à l'existence du *xylème externe*, très éloigné du tissu vasculaire superposé.

Les *éléments accessoires* prennent leurs caractères différenciés au moment où le xylème de la position *externe* commence à disparaître et immédiatement avant la formation des éléments superposés. La plupart des vaisseaux, qui se continuent de la racine dans cette région de la plantule, sont peu fonctionnels. Les seuls éléments, entièrement constitués à ce niveau, sont les vaisseaux superposés. Mais ces derniers vaisseaux n'apparaissent, comme on l'a vu, que dans la partie supérieure de l'hypocotyle. Jusqu'à cette hauteur, la sève brute est transportée par les éléments centripètes et *externes*. Les vaisseaux superposés étant très éloignés des éléments conducteurs *externes*, la liaison entre eux serait assurée par l'intermédiaire des éléments *accessoires*. Sans la présence des éléments *accessoires*, la continuité de la circulation, dans les plantules jeunes, serait très difficile. Cette continuation est rendue possible non seulement par les vaisseaux *accessoires* transversaux, qui relient directement les éléments superposés aux vaisseaux *externes*, mais

probablement aussi par l'infiltration à travers les ponctuations des parois latérales. Au niveau où les premiers vaisseaux superposés se forment (fig. 14), les éléments *accessoires* sont, en effet, si nombreux qu'ils constituent un réseau dans lequel ils se touchent par leurs parois longitudinales. Ce réseau peut parfois occuper tout l'espace entre les vaisseaux *externes* de la périphérie de la stèle. Au milieu de ce tissu entrelacé se trouvent les quelques éléments superposés.

L'origine des *éléments accessoires* est assez complexe. Ils proviennent de cellules agrandies de la moelle, comme il a été déjà mentionné. Ces cellules médullaires épaisissent leurs parois qui s'imprègnent de lignine. Certains de ces *éléments accessoires* paraissent provenir d'un recloisonnement secondaire. Ils seraient produits par des zones génératrices, que nous avons observées dans de nombreux sujets, au voisinage des deux vaisseaux axiles.

#### 2<sup>e</sup> Rapport entre les tissus vasculaires de l'écusson et de l'hypocotyle.

La trace de la nervure scutellaire, bien que courte, est assez nettement marquée dans la stèle de l'hypocotyle. Comme on l'a vu, c'est d'abord le tissu criblé qui se montre dans cette stèle, au niveau *g* (fig. 7). A partir de ce niveau et jusqu'au-dessus du plan d'insertion du scutellum, le cylindre central de l'axe prend un contour piriforme. Ce tissu criblé apparaît sous forme de deux branches allongées à partir d'une distance très rapprochée du péricycle. Elles épousent le contour de la stèle, présentant ainsi, en apparence, l'aspect des deux bras d'un coude sans, toutefois, être réunies dans leur point initial. Ce n'est qu'au niveau suivant que leur rapprochement s'accomplit et l'ensemble de cette partie de phloème possède alors la forme d'un coin, évidé dans son milieu, tourné vers l'intérieur de la stèle. La pointe de ce coin est dirigée vers l'écusson. Les éléments de deux branches de phloème se différencient jusqu'au milieu environ du cylindre central. Là, deux grands faisceaux se forment sur place.

La description de la structure de l'hypocotyle a déjà été faite précédemment. Rappelons seulement que le tissu vasculaire centripète et le xylème de la position *externe*, encore assez abondants au niveau *g*, subissent rapidement une régression sensible, aussi bien

en nombre que dans leur degré de différenciation, au niveau suivant. Les éléments superposés deviennent, au contraire, plus nombreux, dans ce même intervalle. Parmi ces éléments superposés, quatre, au moins, proviennent de la nervure de l'écusson. Trois d'entre eux se forment très près du péricycle, le quatrième est situé plus profondément et à la suite de quatre autres vaisseaux, disposés en ligne.

A ce même niveau *h* (fig. 8) à l'emplacement précédent de l'un des faisceaux latéraux de phloème, on en aperçoit deux, un peu éloignés l'un de l'autre. Nous ne croyons pas devoir attacher une grande importance à cette division du phloème. SARGANT et ARBER [26] ont admis que le tissu criblé de la trace scutellaire ne participerait qu'à moitié dans les deux faisceaux latéraux de la stèle. Le reste du tissu de ces faisceaux proviendrait du coléoptile. La séparation du faisceau se produirait entre les deux tissus de provenance différente.

Il semble que les faisceaux latéraux de phloème appartiennent entièrement à la trace scutellaire. Du reste, comme nous allons le voir, les traces de l'écusson et du coléoptile se confondent tellement, que toute délimitation entre elles, quant à leur tissu criblé, est impossible. La séparation du tissu criblé se produit toujours sur le plan d'insertion du coléoptile. Dans l'intervalle ainsi formé, se différencient les traces de ses deux nervures. Mais la division du phloème peut se produire aussi à un niveau quelconque de l'axe. Les deux demi-faisceaux se réunissent à nouveau un peu au-dessus.

En résumé, bien que le tissu conducteur de la racine et de la partie inférieure de l'hypocotyle se laisse rapporter assez aisément aux diverses traces foliaires, celle du scutellum paraît nettement individualisée dans l'hypocotyle, à partir du niveau *g*. La plus grande partie du xylème se trouve encore à ce niveau dans les positions *externe* et *accessoire*. On n'y reconnaît que les deux vaisseaux superposés *m* et *c*. La trace scutellaire est, par conséquent, constituée par des éléments superposés qui se distinguent facilement du reste du tissu vasculaire de l'hypocotyle.

Les rapports entre la nervure du scutellum et le tissu conducteur de l'hypocotyle ont été interprétés et présentés un peu différemment par les divers Auteurs. Sur le diagramme reproduit par SARGANT et ARBER [26, 2], le même tissu vasculaire se continue du scutellum

vers le coléoptile et, de là, dans la stèle de l'axe jusqu'au-dessous de l'écusson.

M. BUGNON [8] a admis l'existence d'une liaison étroite entre le tissu vasculaire de l'écusson et celui de l'hypocotyle ; les nervures du coléoptile ne se formeraient, selon ce Botaniste, qu'un peu plus tard.

3<sup>e</sup> *Qu'est-ce que l'axe qui sépare le coléoptile de l'écusson ?*

Les premières indications, relatives à l'anatomie de l'axe, situé au-dessus de l'écusson, se trouvent chez CLOS [15]. Ce Botaniste avait trouvé qu'elle ne ressemble pas à la structure véritable d'une tige.

Beaucoup d'autres Botanistes ont, au contraire, rapporté la structure de cet axe à celle d'un entre-nœud. Cette opinion a été soutenue par : DE BARY [17], HACKEL (en 1887), BRUNS [6], VAN TIEGHEM [32], COULTER [16], PERCIVAL [24], WEATHERWAX [34], AVERY [4].

L'axe, disposé au-dessous du coléoptile, fut ensuite considéré comme ayant une organisation voisine de celle d'un hypocotyle. Cette conception a été partagée par : HANSTEIN [19], VAN TIEGHEM [31], HEGELMAIER [20], SCHLICKUM [28], CANNON [9], LOTSY (en 1911), WORSDELL [35].

En 1897, CELAKOVSKY avait admis que l'axe qui sépare le coléoptile de l'écusson est un nœud allongé. Son anatomie ne présentant pas de ressemblance avec celle d'un épicotyle ni celle d'un hypocotyle, ce Botaniste avait proposé de lui donner le nom de *mésocotyle*. BUGNON [8] admet l'interprétation de CELAKOVSKY.

SARGANT et ARBER [26, 2] considèrent, enfin, cet axe comme provenant de la fusion du « stalk cotyledony » avec l'hypocotyle. TOOLE [30] paraît approuver la théorie des Auteurs anglaises.

La structure de l'axe, dans les plantules de Sorgho, ne semble pas confirmer l'hypothèse de SARGANT et ARBER. La différence qu'elle présente avec celle d'*Avena*, que les Auteurs ont décrit comme type, est attribuée, par ces dernières, à la fusion plus antérieure chez le Sorgho.

On retrouve, en effet, dans la stèle de l'axe, situé au-dessus du scutellum, la trace de la nervure de l'écusson. Mais les éléments

vasculaires de cette trace seraient entraînés tout le long de l'axe, jusqu'au niveau d'insertion du coléoptile, par son allongement intercalaire.

Cet axe ne paraît pas non plus être l'équivalent d'un entre-nœud, parce qu'il n'en possède pas la structure et, surtout, parce que, comme nous le verrons plus tard, le coléoptile ne se laisse pas homologuer à une feuille.

La structure que possède l'axe, disposé au-dessus du scutellum, existe déjà entièrement au niveau *h* (fig. 8). Les divers éléments conducteurs, que l'on observe à ce niveau, semblent avoir été simplement étirés dans toute l'étendue de cet axe, souvent très long, comme on le sait, sans présenter aucune complication nouvelle dans leurs dispositions respectives. Les épaississements des parois des cellules endodermiques, caractéristiques de la structure de l'hypocotyle et de la racine, s'observent aussi dans les éléments de l'endoderme sur toute la longueur de l'axe, jusqu'un peu au-dessous du nœud coléoptilaire. La lenteur de son développement paraît surprenante, en comparaison avec la différenciation accélérée qui a lieu au niveau de l'insertion du coléoptile. Sa structure simple l'isole aussi, d'une façon très marquée, des formations compliquées qui existent au-dessous du scutellum. En un mot, cet axe apparaît, dans l'ensemble de l'organisation de la plantule, comme surajouté, comme s'étant développé suivant un rythme différent de celui qui a déterminé les formations aux deux niveaux d'insertion qu'il sépare. Il ne pouvait être engendré que par l'allongement intercalaire et tardif de la région qui correspond au niveau *h*.

Quoique ne présentant pas de continuité, ni de régularité dans son développement, cet axe se laisserait diviser en deux portions distinctes. La similitude frappante dans la disposition et dans le nombre des éléments superposés aux niveaux *k* (fig. 10) et *h*, suggère l'idée que cette partie de l'axe *hk* aurait été produit par un allongement très rapide. Cet allongement aurait pu être si brusque que les deux vaisseaux, qui existent aux niveaux *h* et *k*, entre les éléments *s* et *c*, ne se sont différenciés qu'insuffisamment dans la région comprise entre ces deux niveaux.

La deuxième partie de l'axe, située au-dessus du niveau *k*, possède une structure plus progressive que celle du fragment *hk*.

Elle paraît avoir subi un accroissement moins rapide. Aussi voit-on apparaître graduellement, le long de la portion *km*, de nouveaux éléments centrifuges, rares d'ailleurs et peu différenciés.

Nos observations paraissent, en définitive, confirmer l'opinion de CELAKOVSKY. L'axe, qui sépare le coléoptile de l'écusson, possède une structure qui lui est particulière et différente de celle d'un épicotyle. Sans pouvoir s'identifier complètement avec la structure d'un hypocotyle, elle présente, avec cette dernière, une certaine ressemblance. Cet axe serait produit par un accroissement intercalaire de la région nodale de l'écusson (niveau *h*). Cet allongement secondaire se serait effectué en plusieurs phases, dont deux semblent ressortir assez nettement : 1<sup>o</sup> accroissement basal, relativement rapide ; 2<sup>o</sup> accroissement de la partie supérieure, plus progressif.

L'accroissement tardif de l'axe, disposé entre l'écusson et le coléoptile, peut se produire de plusieurs autres manières différentes. Comme cela résulte des expériences très intéressantes de BAUMANN [5], la marche de cette croissance varie suivant les formes des Graminées. Elle se laisse influencer par la grosseur et la forme des graines et est soumise aux variations de conditions extérieures : profondeur du semis, proportion de l'humidité, intensité de lumière, etc. Un allongement prolongé du coléoptile entraîne, en particulier, un accroissement plus grand de l'axe : et cet accroissement se produit régulièrement sur toute la longueur de ce dernier.

Nos conclusions ne s'accordent pas avec les observations de AVERY [4]. Ce Botaniste anglais admet que l'axe, disposé entre l'écusson et le coléoptile, s'allonge à la suite de divisions et de l'accroissement des cellules qui ont lieu juste au-dessous du niveau de « divergence » du coléoptile. Il aurait observé, dans cette région, la présence d'une gaine presque continue de cellules méristématiques qu'il croit être d'origine péricyclique.

Nous avons également constaté, à la base du coléoptile de nombreux sujets, la présence des zones génératrices, situées presque à la limite du cylindre central. Mais ces régions méristématiques donnent surtout naissance aux éléments de xylème et de phloème. Ces éléments nouveaux s'ajoutent aux éléments préexistants ou déterminent la formation de nouveaux faisceaux cribro-vasculaires. Ce méristème contribue donc plutôt à l'élargissement de la stèle

de l'épicotyle qu'à l'allongement de l'axe qui se trouve sous le coléoptile. Une zone de recloisonnement existe aussi dans le parenchyme cortical, pas très éloigné de l'endoderme. L'activité du méristème qui apparaît dans cet emplacement débute en deux points généralement opposés. Elle provoque ainsi la formation de deux fissures (L, fig. 13) qui s'étendent graduellement de chaque côté et finissent par se rejoindre en face de deux nervures du coléoptile. A ce moment, les tissus du coléoptile se trouvent complètement séparés de ceux de l'épicotyle. Les éléments engendrés par ce méristème se différencient en épiderme interne du coléoptile et en épiderme externe de l'épicotyle. Ils donnent probablement aussi naissance à un certain nombre d'assises corticales.

4<sup>e</sup> *Rapports entre les tissus vasculaires du coléoptile, de l'hypocotyle et de l'épicotyle.*

Le premier vaisseau des traces coléoptilaires (*c*) se prolonge, sur toute la longueur du mésocotyle, sans subir aucun changement, et se reconnaît, dans l'hypocotyle, avant ceux de la trace scutellaire. Il en est de même pour le tissu criblé des traces coléoptilaires, dont les éléments semblent être en continuité parfaite avec ceux du cutellum.

Les relations que la trace du coléoptile présente avec celle du scutellum, d'une part, et celle des premiers faisceaux de l'épicotyle, de l'autre, sont assez évidentes. L'élément *c* apparaît dans la stèle de l'hypocotyle d'une manière très semblable à celle du vaisseau *m* et des vaisseaux de la trace scutellaire. Tous ces éléments appartiennent à la disposition superposée. Ce sont aussi les seuls qui soient entièrement différenciés et fonctionnels sur toute l'étendue du mésocotyle. Le tissu criblé des traces gemmulaires offre aussi beaucoup de ressemblance avec celui de la trace du coléoptile. La séparation, qui se fait assez fréquemment dans les faisceaux des futures nervures du coléoptile, peut se produire aussi dans la plage appartenant aux traces foliaires de l'épicotyle.

Sur le plan même de l'insertion du coléoptile, des faisceaux cribro-vasculaires se forment aux dépens des vaisseaux différenciés très près de l'élément *c*. Ces rapports assez étroits entre les faisceaux

conducteurs du scutellum, du coléoptile et des feuilles ont été également établis par Avery [4].

### 5<sup>o</sup> Qu'est-ce que le coléoptile ?

La nature du coléoptile a été interprétée très différemment. Tous les organes, avec lesquels il présenterait la moindre ressemblance, de quelque ordre que cela soit, furent envisagés comme étant ses équivalents. De Jussieu [18] l'a considéré comme le véritable cotylédon, parce qu'il enferme et protège toutes les autres feuilles gemmulaires. Cette opinion de De Jussieu fut acceptée, un peu plus tard, par Lestiboudois [22]. En dehors de cette conception, presque délaissée aujourd'hui, le coléoptile fut envisagé par les Botanistes plus récents comme : gaine cotylédonaire proprement dite, gaine équivalente d'une paire de stipules, ligule close du cotylédon et, enfin, comme une feuille indépendante, mais modifiée de la plantule.

La nature du coléoptile est inséparablement liée à celle du mésocotyle. Aussi presque tous les Botanistes qui avaient comparé cet axe à un entre-nœud de la tige, ont admis que le coléoptile était l'homologue d'une feuille. Ceux, au contraire, qui avaient considéré le mésocotyle comme voisin d'un hypocotyle, étaient amenés à envisager le coléoptile comme étant une partie de la feuille cotylédonaire. Malgré les discussions très nombreuses, la forme primitive et l'homologie véritable de cet organe sont encore très incertaines. La question qui se pose actuellement est de savoir si le coléoptile est une dépendance du cotylédon ou bien l'équivalent d'une feuille végétative de la plantule.

Ontogéniquement, comme cela résulte des observations de Hanstein [19], de Weatherwax [34] et de Souèges [29], le coléoptile a une origine assez complexe. Il est d'abord constitué par deux excroissances hémisphériques en forme de lèvres. Sa lèvre supérieure se différencie, d'après Souèges, aux dépens des cellules épidermiques, de la base du futur cotylédon. Hanstein compare ce pli à celui qui donne naissance à la ligule chez les autres feuilles vertes. La lèvre inférieure du coléoptile a une origine commune avec celle de l'hypocotyle et du cône végétatif de la tige. Ce sont les cellules d'un même étage du proembryon qui forment ces divers organes. La lèvre

inférieure se trouve ainsi située au-dessous du point végétatif de la tige. Mais, par suite de l'allongement de l'axe, qui apparaît sous le coléoptile, les deux lèvres se trouvent être reportées sur le même niveau. Puis elles se rejoignent par leurs bords et l'ébauche du coléoptile, qui finit par entourer le cône végétatif, est constituée (HANSTEIN).

Revenons à la nature probable du coléoptile. Les principaux arguments qui permettent de le rapprocher d'une feuille plumulaire seraient son insertion au niveau des feuilles végétatives, c'est-à-dire loin de l'écusson, et les rapports de ses traces vasculaires avec ceux des faisceaux de l'épicotyle.

On sait que les Graminées sont des plantes à structure relativement condensée. L'action de l'accélération basifuge se fait remarquer dans toute l'organisation de la plantule, excepté dans le mésocotyle qui aurait partiellement échappé à cette accélération. Si on admet, et cela se justifie clairement par l'anatomie, que cet axe résulte d'un allongement intercalaire de la région nodale de l'écusson, il devient compréhensible que le coléoptile aurait pu être entraîné, par l'accroissement tardif de cet axe, loin de son niveau primaire d'insertion. Le développement de l'embryon, étudié par les Auteurs cités précédemment, prouve aussi que l'allongement du futur mésocotyle ne se produit qu'après la constitution de l'ébauche coléoptilaire.

Au-dessus du coléoptile et même sur le plan de son insertion, la différenciation accélérée recommence à se manifester et des faisceaux cribro-vasculaires en plus ou moins grand nombre, suivant la vigueur des plantules, se forment. Les éléments vasculaires qui participent à la constitution de certains de ces faisceaux, excepté le vaisseau *m*, ne se forment que dans l'épicotyle proprement dit.

Des rapports assez marqués semblent, par conséquent, exister surtout entre le tissu vasculaire de l'écusson et celui du coléoptile. La trace de la nervure principale de la première feuille végétative (*m*), quoique apparaissant dans l'hypocotyle en même temps que l'élément *c*, ou avant, cette nervure médiane n'est définitivement constituée que dans l'épicotyle, bien au-dessus du plan de l'insertion du coléoptile.

Le coléoptile paraît donc devoir être rapproché de l'écusson,

dont il serait une dépendance. Il ne peut pas encore être considéré comme une feuille distincte parce que :

- 1<sup>o</sup> Il est inséré du même côté que l'écusson ;
- 2<sup>o</sup> Il est dépourvu de nervure centrale et cela quel que soit le nombre de nervures secondaires qui le parcourrent, nombre qui peut dépasser sept, chez certaines espèces de Graminées.
- 3<sup>o</sup> Les traces de ses nervures se forment dans la stèle du mésocotyle d'abord aux emplacements très rapprochés du côté où se trouve l'écusson.
- 4<sup>o</sup> Le mésocotyle n'a pas la structure d'un entre-nœud. Son anatomie est celle de la région nodale de l'écusson. Il se laisse plutôt rapprocher d'un hypocotyle que d'un épicotyle.
- 5<sup>o</sup> Le parenchyme du coléoptile n'est pas différencié. Il ne possède de stomates et de la chlorophylle que le long des deux nervures et en petite quantité.
- 6<sup>o</sup> La symétrie bilatérale que le coléoptile présente, enfin, dans la disposition de ses nervures par rapport à la nervure unique de l'écusson, permet de considérer cette dernière comme étant la nervure centrale de l'ensemble : écusson et coléoptile.

## BIBLIOGRAPHIE

---

1. ARBER (A.). — Leaves of the gramineae. (*Bot. gaz.*, vol. 76, p. 374-385, 1923).
2. ARBER (A.). — Monocotyledons. A morphological study. (Cambridge 1925).
3. Avery (G. S.). — Coleoptile of *Zea Mays* and other Grasses. (*Bot. Gaz.* vol. 86, p. 107-110, 1928).
4. Avery (G. S.). — Comparative anatomy and morphologie of embryos and seedlings of Maize, Oats and Wheat. (*Bot. Gaz.* vol. 89, p. 1-39, 1930).
5. BAUMANN (E.). — Untersuchungen über Ausbildung, Wachstumweise und mechanische Leistung der Koleoptile der Getreide. (*Fühlings Landw. Zeit.*, vol. 60, p. 577-586, 1911).
6. BRUNS. — Der Grasembryo. (*Flora, Ergänzungsbd.* p. 1-83, 1892).
7. BUGNON (P.). — Causes du parcours transversal des faisceaux libéroligneux aux nœuds des Graminées. (*C. R. Ac. Sc.*, vol. 171, p. 673, 1920).
8. BUGNON (P.). — La feuille chez les Graminées. (Thèse Doctorat-ès-Sciences, Paris 1921).
9. CANNON (W. A.). — A morphological study of the flower and embryo of the wild Oat, *Avena fatua*. (*Proc. California Acad. of Sc.*, III, vol. I, p. 329-362, 1900).
10. CELAKOVSKY. — Ueber die Homologien des Grasembryos. (*Bot. Zeit.*, vol. 55, p. 141-177, 1897).
11. CHAUVEAUD (G.). — Sur le développement du faisceau libérien de la racine des Graminées. (*Bull. Mus. Hist. Nat.*, vol. I, p. 209-211, 1895).
12. CHAUVEAUD (G.). — Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 8<sup>e</sup> s., vol. IV, 1896).
13. CHAUVEAUD (G.). — Mode de formation du faisceau libéroligneux chez les Monocotylédones. (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 4<sup>e</sup> s., vol. VII, p. 202-206, 1907).
14. CHAUVEAUD (G.). — L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9<sup>e</sup> s., vol. XIII, p. 113-438, 1911).

15. CLOS (D.). — Du collet dans les plantes et de la nature de quelques tubercules. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 3<sup>e</sup> s., vol. XIII, p. 5-20, 1849).
16. COULTER (J. M.). — The origin of Monocotyledony. II. Monocotyledony in Grasses (*Ann. Mo. Bot. gard.*, 2, p. 175-83, 1915).
17. BARY (A. DE). — Comparative anatomy of the Phanerogams and Ferns (Oxford, 1884).
18. JUSSIEU (Adrien DE). — Sur les embryons monocotylédonés. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, vol. XI, p. 341-61, 1839).
19. HANSTEIN (J.). — Die Entwicklung des Keims der Monocotylen und Dicotylen. (*Botan. Abhdlg.* 1870).
20. HEGELMAIER (F.). — Zur Entwicklungsgeschichte monocotyledoner Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendekel. III. *Triticum vulgare* (*Bot. Zeit.*, vol. 32, p. 657-71, 1874).
21. IAKOVLEV (M. S.) et NIKOLAENKO (E. I.). — Le nombre de faisceaux libero-ligneux dans le coleoptile des Blés comme caractère systématique. (*Bull. Bot. Appl.* Leningrad, vol. 27, n° 4, p. 285-321, 1931).
22. LESTIBOUDOIS (T.). — Phylletaxie anatomique ou recherches sur les causes organiques de diverses distributions des feuilles. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, vol. X, p. 136-189, 1848).
23. MANGIN (L.). — Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les Monocotylédones. (*Ann. Sc. Nat. Bot.* vol. XIV, p. 216-353, 1882).
24. PERCIVAL (J.). — The Wheat plant. (New-York 1922).
25. PERCIVAL (J.). — The coleoptile Bundels of Indo-Abyssinian Emmer Wheat (*T. dicoccum* Schübl.) (*Ann. of Bot.*, vol. 41, p. 101-105, 1927).
- 25 bis. REZNIK (A.). — Note sur la germination de Sorghos. (*Rev. Bot. Appl. Agr. Trop.* vol. XIII, p. 329-336, 1933).
26. SARGANT (E.) and ARBER (A.). — The comparative morphology of the embryo and seedling in the Gramineae. (*Ann. of Bot.* vol. 29, p. 161, 1915).
27. SCHLEIDEN (M. J.). — Sur la formation de l'ovule et l'origine de l'embryon dans les Phanérogames. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 2<sup>e</sup> s., vol. IX, p. 129-41, 1839).
28. SCHLICKUM (A.). — Morphologischer und anatomischer Vergleich der Cotyledonen und ersten Keimblätter der Keimpflanzen der Monocotylen. (*Bibliot. Bot.* vol. VI, Heft 35, 1896).
29. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Graminées. Développement de l'embryon chez *Poa annua* L. (*C. R. Ac. Sc.*, vol. 178, p. 860, 1924).
30. TOOLE (E. H.). — The transformations and course of development of germinating Maize (*Amer. Journ. Bot.*, vol. XI, p. 325-50, 1924).
31. VAN TIEGHEM (Ph.). — Sur le cotylédon des Graminées. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 5<sup>e</sup> s., vol. XV, p. 236-276, 1872).

32. VAN TIEGHEM (Ph.). — Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées. (*id.*, 8<sup>e</sup> s., vol. III, p. 257-309, 1897).
  33. VAN TIEGHEM (Ph.). — Éléments de Botanique (4<sup>e</sup> éd., vol. I, 1906).
  34. WEATHERWAX (P.). — Position of scutellum and Homology of Coleoptile in Maize. (*Bot. gaz.*, vol. 69, p. 179-182, 1920).
  35. WORSDELL (W. C.). — The morphology of the monocotyledonous embryo and that of the Grass in particular. (*Ann. Botany*, vol. 30, n° 120, p. 509-524, 1916).
-

# INFLUENCE DE L'ÉTIREMENT SUR LES CELLULES VÉGÉTALES

par M. Gabriel GARNIER

(Suite)

HUGO von MOHL [184] en étudiant la cuticule de *Viscum album*, constate que comme conséquence du grossissement des entre-nœuds, les cellules de l'épiderme se divisent, en vieillissant, par des parois radiales. Cet auteur représente de ces cellules [184, pl. IX, fig. 5 et 6] qui sont d'ailleurs facilement reconnaissables, parce que les parois transversales secondaires sont minces et que les nouvelles couches cuticulaires formées par les jeunes cellules sont à l'intérieur des couches cuticulaires primitives qui, elles, s'étendent sur toute la longueur des cellules-mères. Nous reviendrons, plus loin, sur ce cas.

J. V. HANSTEIN [98], en 1853, parle d'allongement et de multiplication, dans la direction périphérique, des cellules de l'écorce primaire, pour permettre au tronc de continuer à s'accroître : l'épiderme se déchire lorsqu'il ne peut plus suivre la croissance du tronc.

A. TRÉCUL [292], en 1854, explique la formation de lacunes dans le rhizome de *Nelumbium codophyllum* par des déchirures de parenchyme.

F. UNGER [295] suppose que les « canaux aérifères » d'un certain nombre de tiges sont formés par déchirures.

W. HOFMEISTER [119] [121] sépare les différents tissus d'un organe et observe des raccourcissements qui prouvent que ces tissus étaient étirés préalablement. Il est même quelquefois nécessaire d'employer de fortes tractions pour ramener des bandes de

tissus à leur longueur primitive [120, p. 151] ou inversement (MÜLLER) [195, pp. 52-53].

G. KRAUS [152] [153], remarque, chez *Helianthus* ou *Dahlia* par exemple, que si l'on mesure du haut en bas de la tige la largeur des cellules épidermiques et corticales, on trouve que celle-ci augmente lentement d'une façon continue, jusqu'au maximum de tension, déterminant alors la production de jeunes parois de séparation radiales (la largeur des cellules mères s'étant augmentée d'une façon anormale).

A. B. FRANK [68] écrit en 1868 que, pendant la formation de l'espace libre de la moelle de la tige de *Taraxacum officinale*, il se produit des déchirures provoquées par l'augmentation de volume de la tige.

Pour H. W. P. RAUWENHOFF [236] l'accroissement du tronc détermine généralement un développement des cellules du liège, principalement dans la direction périphérique, afin de continuer à embrasser la circonférence agrandie ; dans ce cas, les modifications qu'on rencontre sont d'autant plus considérables que les parois des cellules sont plus minces et plus extensibles.

J. SACHS [252] écrit qu'il est facile de reconnaître, au microscope, la traction que les cellules de l'épiderme et de l'écorce primaire subissent du fait de la tension, en observant de jeunes entre-nœuds chez des plantes à épaississement rapide (*Helianthus*). « On voit (fig. 56 de son ouvrage) que les cellules ont été étirées violemment dans le sens de la périphérie, ensuite de quoi elles se sont fortement accrues en direction tangentielle ; ainsi transformées, ces cellules se sont cloisonnées par des parois radiales. » On savait d'ailleurs déjà que si l'on fend longitudinalement un disque d'une tige ligneuse, on voit les couches de tissus concentriques se contracter d'autant plus qu'elles sont plus rapprochées de la périphérie.

R. MÜLLER [197] signale, dans l'épiderme du Gui et dans l'écorce primaire de plusieurs arbres, des étirements tangentiels suivis, quelquefois, de divisions cellulaires, les parois secondaires étant reconnaissables à leur finesse.

J. VESQUE [297] en 1875, à propos des épidermes persistants, parle des divisions radiales des cellules de ces épidermes qui ramènent

les dimensions des cellules à des grandeurs plus convenables pour l'accomplissement des fonctions vitales ; la longueur des cellules-mères serait proportionnelle au nombre des cellules-filles auxquelles elles donnent naissance.

A. deBARY [7, pp. 550-551] relève que, chez beaucoup de plantes, l'épiderme persiste pendant de nombreuses années et suit la croissance en épaisseur de la tige par une croissance tangentielle de ses cellules et que ces dernières se cloisonnent par des parois radiales au fur et à mesure qu'elles deviennent plus grandes dans le sens du périmètre.

E. DETLEFSEN [39], étudiant la croissance en épaisseur des organes cylindriques, parle d'étirement des tissus périphériques.

G. KRABBE [149] [150] étudie la pression et la tension de l'écorce et montre que la pression de l'écorce n'augmente pas sensiblement pendant la période de croissance et que la tension tangentielle de l'écorce des troncs et des branches qui ont poussé excentriquement est plus forte du côté du plus grand rayon que de l'autre côté : le rapport de la tension de l'écorce du côté de la croissance maxima à la tension de l'écorce du côté de la croissance minima varie de  $\frac{4}{3}$  à  $\frac{5}{4}$ .

En 1883, O. WARBURG [302] montre que, du fait de la croissance violemment active de tissus voisins des vaisseaux, ceux-ci sont déchirés et les épaississements des membranes peuvent être étirés et déformés (voir ses figures 8 et 7 pour *Beta vulgaris* et *Cycas revoluta*).

E. STAHL [282, p. 195] rapporte à l'influence mécanique de la traction la forme des cellules du mésophylle étirées parallèlement au niveau supérieur des feuilles héliophobes (d'après lui, il faudrait rechercher le tissu actif, probablement, dans les nervures).

De même, d'après E. HEINRICHER [107], des déplacements dans l'orientation des cellules assimilatrices peuvent être provoqués, en grande partie, d'une manière passive, par la croissance d'autres éléments du tissu de la feuille.

G. HABERLANDT [92] [95] trouve des résultats analogues.

M. THOUVENIN [289] écrit que, pour suivre l'accroissement du cylindre central, les cellules du parenchyme cortical se divisent par des cloisons radiales et que, lorsque l'accroissement de ce dernier

n'est plus en rapport avec celui du cylindre central, on voit des lacunes se former dans l'écorce ainsi distendue.

D'après P. VUILLEMIN [301, p. 63], quand l'écorce s'accroît, les assises les plus externes doivent se distendre plus que les autres, l'augmentation de surface, sur une coupe transversale, d'une assise externe par rapport à une autre plus interne étant :

$$S - s = 2 \pi (a^2 + at)$$

$a$  étant l'épaisseur des assises et  $t$  la distance séparant les deux assises.

O. MARKFELDT [176] dit que les éléments des traces des feuilles persistantes sont tendus et déchirés pendant les périodes végétatives qui suivent celle de leur formation.

A. W. EICHLER [58] signale quelques cellules étirées dans la tige de *Cocos flexuosa*.

Pour J. HÉRAIL [109, p. 42], le parenchyme cortical de *Phytolacca dioica*, pour suivre l'accroissement en épaisseur du cylindre central, se cloisonne, et l'on peut observer jusqu'à trois cloisons radiales dans certaines cellules. Ces cellules corticales, très allongées tangentiellement avec de nombreuses divisions radiales, avaient déjà été décrites par REGNAULT en 1860 [238, p. 140, pl. IX, fig. 2].

H. Ross [245], étudiant le périderme chez *Casuarina*, constate qu'il s'étend en rapport avec la croissance en épaisseur de l'organe par des divisions radiales des cellules du phellogène.

M. KÖPPEN, en 1889 [147], pense que la pression et la traction peuvent agir sur la cellule en modifiant sa direction et sa forme, et agit aussi, comme excitation, en provoquant sa croissance et sa multiplication.

H. DOULIOT [48] signale, chez un certain nombre de plantes, l'allongement tangentiel des cellules de l'écorce ou de l'épiderme et les divisions radiales consécutives.

H. SCHENCK, en 1889 [254], montre, dans les racines aériennes de *Laguncularia racemosa*, que les rayons médullaires du phloème se séparent latéralement, par ci, par là, des cellules voisines, sans que cesse, pour cela, la liaison des cellules. Comme le phloème croît fortement, les parties tangentielles les plus externes sont tendues très fortement. Cette tension tangentielle continuant à agir, les membranes sont étirées comme des tubes de verre qui seraient effilés au-

dessus d'une flamme et se déchirent ; si la déchirure n'a pas lieu, il se produit alors des divisions cellulaires. Il se forme ainsi des « fils » formés de plusieurs cellules qui assurent la liaison tangentielle des rayons médullaires du phloème avec les cellules parenchymateuses voisines (la fig. 6 de la planche 3 de l'article en question est tout-à-fait caractéristique).

E. STRASBURGER [285, p. 115] trouve, dans les trachéides des rameaux courts, des changements analogues à ceux observés par O. MARKFELDT [176] pour les traces foliaires.

H. KLEBAHN [140, p. 131] cite, également, des déchirures des vaisseaux dans les tissus sous-corticaux de racine d'*Elaphroxylon*.

H. SCHENCK [255] [256] décrit des fractionnements de bois secondaire. Dans la tige de *Mendoncia Velloziana*, un étirement tangentiel, provoqué par les nouvelles formations du cambium, détermine des ruptures longitudinales, dirigées suivant des rayons, et l'anneau du bois se fractionne en quatre morceaux. De plus, la tension, agissant en excitant les cellules médullaires périphériques, provoque leur division.

L. FLOT [64, p. 72] signale l'étirement de quelques cellules dans la tige de *Phytolacca dioica*.

H. MICHEELS [178] [179] cite à plusieurs reprises des cellules étirées chez différents Palmiers.

OLGA TCHOUPROFF [287] décrit, en 1897, les procédés du fractionnement des corps ligneux de *Mendoncia Schombargkiana* qui se produit par la pénétration des tissus vivants dans les régions du bois distendues et affaiblies.

F. KUHLA [163] parle d'une croissance ultérieure des cellules phellodermiques consécutive à l'activité du cambium et pouvant être considérée comme une croissance passive.

L.-J. LÉGER [169, p. 73] décrit, dans le *Dahlia*, un étirement des anciennes cellules du liber provoqué par l'accroissement des autres éléments du liber.

En 1898 E. SCHWABACH [269] observe l'éclatement de l'anneau mécanique dans le tronc de quelques espèces d'*Aristolochia*, *Paullinia*, *Capana*, *Akebia* et *Schismanthera*, mais ne parle pas de l'influence de la traction sur la formation des parois radiales.

A. NATHANSONN [198] décrit une rupture des trachéides spirales dans la croissance en longueur de la tige. Souvent, cette rupture ne se produit que lorsque la paroi de la cellule a été étirée pendant un certain temps, d'abord par suite de son activité propre, puis, après la mort de la cellule, par une extension passive.

EBERHARDT [57], étudiant les modifications de l'écorce primaire, décrit, selon les assises, un allongement tangentiel des cellules suivi de cloisons radiales, ou un aplatissement suivi de séparation et de formation de lacunes, mais ne parle pas d'étirement.

J. PITARD, en 1899, dans sa thèse de Doctorat ès-Sciences sur les pédicelles floraux et fructifères [219], signale chez un grand nombre de plantes, du fait de l'augmentation du cylindre central, des tractions tangentielles de l'épiderme et de l'écorce ; dans cette dernière, cet étirement tangentiel est suivi, généralement, de cloisonnements nombreux délimitant, dans la grande cellule initiale, une quantité plus ou moins grande de petites cellules à membranes plus minces. Ces membranes sont, généralement, orientées dans le sens radial ; mais, par suite de l'inégalité des tractions latérales et de l'extensibilité variable des nouvelles cellules, ces cloisons prennent, souvent, une direction plus ou moins oblique. Les éléments corticaux se sont quelquefois aplatis sous l'effort de ces tractions.

En 1900, H. VÖCHTING [298] dit, à propos de la croissance de l'écorce des tubercules, que les premières parois sont dirigées radialement en rapport avec l'extension tangentielle. Il décrit, également, l'éclatement de l'anneau mécanique dans les tiges volubiles de *Boussingaultia baselloïdes*.

H. DEVAUX [41], en 1900, décrit des phénomènes d'étirement dans les lenticelles. En 1901 [42], il étudie l'accroissement tangentiel des tissus situés à l'extérieur du cambium. Il explique que ces cellules doivent ou se rompre ou s'accroître tangentiellement. Il montre cet accroissement accompagné de cloisonnements radiaux (dans le collenchyme) ; les régions fortement différencierées du péricycle ou du liber, celles plus ou moins incapables de s'accroître, restent comme des enclaves et l'accroissement est d'autant plus considérable dans les régions intermédiaires où les cloisonnements sont fréquents. Le parenchyme libérien s'accroît peu, mais son accroissement propre,

combiné avec celui du parenchyme péricyclique, peut amener une rupture des faisceaux péricycliques.

J. PITARD, dans une série d'articles [219] [220] [221] [222] [223] [224] [225] [226], et surtout dans sa thèse de pharmacie, en 1901 [227], décrit, avec beaucoup de détails, l'évolution du péricycle des Angiospermes. Du fait de la croissance des tiges, cette zone est soumise à des tractions tangentielles très fortes ; il en résulte certaines modifications : accroissement et cloisonnement cellulaires (ce système d'évolution est réservé au parenchyme cellulosique) ; rupture ou fracture des régions sclérifiées (fibres ou parenchymes) ; étirement ou aplatissement (l'aplatissement n'intéresse généralement que des éléments fibreux ou parenchymateux non susceptibles d'accroissement, tandis que l'étirement affectera plutôt les régions situées entre ces flots). L'étirement diminue la dimension radiale des cellules et accroît leur diamètre tangentiel, mais il est sans influence sur leur existence ; tandis que l'aplatissement, capable d'oblitérer leur cavité, est incompatible avec leur vie. Passant, ensuite, à l'influence du péricycle sur les tissus voisins, J. PITARD remarque qu'en face des cassures, l'écorce s'accroît d'une manière considérable, tandis que les éléments voisins demeurent bien plus étroits, et, si cette écorce est peu épaisse, cette différence d'accroissement est encore manifeste pour les cellules épidermiques. Si la fragmentation de la région péricyclique se fait simultanément en des points très nombreux, l'écorce présente un accroissement, toujours local, en face des points de rupture ; mais, ces points étant très nombreux, le parenchyme cortical semble évoluer d'une manière homogène. Enfin, J. PITARD signale que le plus souvent les sclérites sont très étirés tangentiellement, par suite de la croissance du cylindre central.

Les mesures des cellules de la tige de *Phænix reclinata* données par M. BARSICKOW [6, p. 221 Tabelle A] amènent J. C. SCHOUTE [260, p. 200] à conclure qu'il apparaît un étirement tangentiel des cellules de l'écorce dans l'épaisseur de la base de ces tiges.

O. DAMM [33], en 1901, étudie l'épiderme persistant des Dicotylédones et notamment de *Viscum album* ; il montre que les cellules épidermiques, par suite de l'accroissement en épaisseur des entrenœuds, s'étirent tangentiellement. La forme bombée des parois ex-

ternes de ces cellules disparaît selon le degré de l'étirement. En comparant les diamètres tangentiels des cellules de deux tiges ayant respectivement 4 mm. et 2 mm. 5 d'épaisseur, il trouve que ces diamètres mesurent respectivement 64 et 38  $\mu$ , c'est-à-dire que le diamètre tangentiel des cellules épidermiques est proportionnel à l'épaisseur des entre-nœuds. Dans les entre-nœuds plus âgés, ces cellules étirées ont des dimensions très grandes (130  $\mu$ ) et les cellules se divisent plusieurs fois. Du fait de l'étirement, le diamètre radial diminue. Les jeunes cellules sont reconnaissables à leur position et à la disposition des couches cuticulaires.

Hélène KRÄNZLIN [151] signale des cellules étirées chez *Euterpe oleracea*, mais ne dit pas si elles l'ont été passivement.

E. STRASBURGER [286] mesure, dans le tissu fondamental des tiges de *Washingtonia filifera*, des cellules elliptiques étirées.

S. SCHWENDENER dans des conférences publiées par C. HOLTERMANN en 1909 [275, p. 103], en parlant des recherches de son élève G. KRABBE [149] [150] souligne le fait que la tension tangentielle de l'écorce augmente avec l'accroissement en épaisseur du bois (tant qu'elle ne subit pas de transformations importantes), mais que la pression de l'écorce n'augmente pas sensiblement.

J. C. SCHOUTE, en 1912, dans un gros travail de plus de 200 pages [260] rapporte, avec précision, à des tractions mécaniques, l'étirement qu'éprouvent l'épiderme et les cellules parenchymateuses du tissu fondamental du tronc des palmiers pendant leur croissance en largeur. Il décrit la forme des cellules, et donne des dimensions.

En 1923, K. von TUBEUF publie, sur le Gui, un livre volumineux [293] : il signale de nouveau l'étirement tangentiel, non seulement de l'épiderme, mais, aussi, du parenchyme cortical.

A. GRAVIS, en 1926 [84], dit que les cellules du parenchyme cortical des racines sont passivement étirées, par le fait du transfert des cellules dans des zones de plus en plus extérieures et dont la circonférence devient de plus en plus grande.

K. LINSBAUER [172], dans une monographie consacrée uniquement à l'épiderme, cite, de nouveau, cet étirement tangentiel et les divisions radiales consécutives et renvoie aux auteurs antérieurs.

F. WEYEL [306, p. 38], étudiant la formation du périderme chez les racines officinales, signale que les cellules des couches les plus ex-

ternes de l'écorce secondaire, à parois épaisses et collenchymateuses, de *Radix Senegae* sont fortement tendues par une traction tangentielle. Des parois radiales plus minces, formées ultérieurement, se placent perpendiculairement aux parois cellulaires primitives et sont facilement reconnaissables (voir sa fig. XVIII).

Nous n'avons pas épuisé la littérature botanique et il serait possible de trouver encore de nombreux exemples où ces phénomènes de traction, se produisant par la croissance normale de tissus, ont été signalés, bien que tous les auteurs ne rapportent pas toujours à la traction ou à l'étirement la cause des divisions cellulaires. Nous nous sommes contenté de prendre un certain nombre d'exemples dans des organes variés autant que possible. Nous n'avons cité, ici, que des phénomènes de traction ou d'étirement produits par le jeu normal de la croissance de tissus environnants. Nous citerons, dans les chapitres qui suivront, les cas pathologiques et expérimentaux et nous envisagerons, à propos de ces derniers, les « expériences » produites par la nature elle-même avec des forces extérieures à la plante.

Nous allons, maintenant, étudier, avec plus de détails, un cas normal (bien qu'il ait été, en partie, étudié par d'autres), parce qu'il est très caractéristique : il s'agit des cellules de l'épiderme de *Viscum album*.

Nous n'avons rien de particulier à dire concernant les procédés de technique employés pour les coupes. Les matériaux, fixés, ont été coupés, chaque fois que cela a été possible, après inclusion dans la paraffine. Nous avons essayé avec succès plusieurs dissolvants ; mais celui qui nous semble être le meilleur est le salicylate de méthyle préconisé par F. GUÉGUEN [88] pour les objets durs à inclure ; nous avons cependant simplifié un peu la technique de ce dernier, en supprimant quelques passages intermédiaires, nos matériaux nous permettant de le faire.

## II

Tige de *Viscum album* L.

Nous ne décrirons pas la structure anatomique de la tige de cette plante qui a déjà été étudiée ou représentée par de nombreux auteurs : DECAISNE [35], MOHL [184], de BARY [7], BAILLON [2], CHATIN [28], SOLEREDER [277], DAMM [33], WETTSTEIN [305], TUBEUF [293].

Nous rappellerons, simplement, que la paroi externe des cellules épidermiques s'épaissit beaucoup avec l'âge; il se forme continuellement à l'intérieur de la cuticule de nombreuses couches cuticulaires (DIPPEL [47], MOHL [184]).

Pendant un certain temps, l'épiderme suit la croissance en épaisseur de l'entre-nœud par un étirement tangentiel. Puis, lorsque toutes, ou du moins la plupart des cellules, ont atteint un certain degré d'étirement, il se fait quelques divisions radiales, assez peu régulièrement, de sorte que l'on voit, les unes à côté des autres, des cellules primitives non divisées et des cellules une ou plusieurs fois divisées. Ces cellules filles seront, à leur tour, étirées et se diviseront de nouveau. Le plus sûr critérium, pour ces divisions radiales, est le développement des couches cuticulaires. Si on les rend visibles on peut voir comment les couches externes surtendent deux ou plusieurs cellules, tandis que les couches internes toujours une seule (O. DAMM [33]).

O. DAMM, comparant les cellules épidermiques d'entre-nœuds de 2 mm, 5 et de 4 mm. d'épaisseur, dit que le diamètre tangentiel des cellules épidermiques est proportionnel à l'épaisseur. Pour caractériser l'étirement d'une cellule, nous préférons prendre le

rapport  $\frac{T}{R}$  du diamètre tangentiel au diamètre radial, car, une cellule peut très bien avoir un grand diamètre tangentiel sans être pour cela étirée; une grosse cellule arrondie n'est pas étirée et peut avoir un diamètre tangentiel plus grand qu'une cellule plus petite fortement étirée. Une cellule étirée montre en coupe un diamètre très développé et l'autre très réduit; il nous semble donc préférable de prendre le rapport des diamètres; plus ce rapport sera grand, plus la cellule sera étirée.

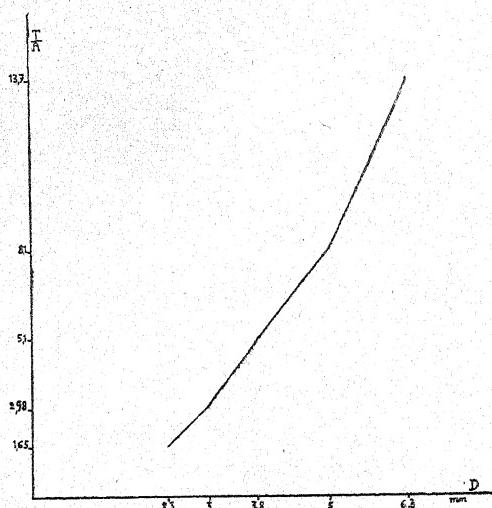


Fig. 1. — Courbe montrant les variations de l'étirement des cellules épidermiques de la tige du Gui en fonction du diamètre de la tige.

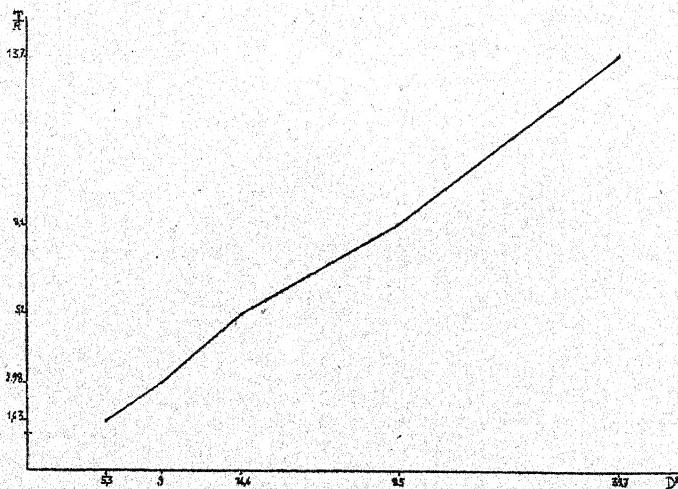


Fig. 2. — Courbe montrant les variations de l'étirement des cellules épidermiques de la tige du Gui en fonction du carré du diamètre de la tige.

De plus, il ne nous paraît pas nécessaire de considérer toutes les cellules épidermiques pour établir le rapport, car, au bout d'un certain temps, ces cellules se divisent, et bien que l'on puisse dans

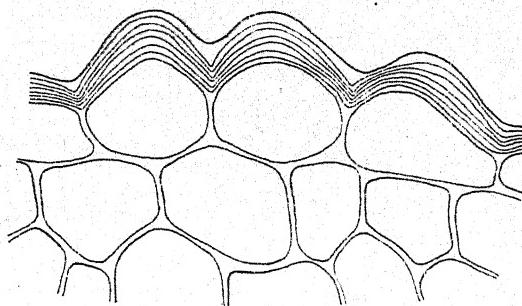


Fig. 3. — Cellules épidermiques d'une tige de Gui de 2,3 mm. de diamètre, ( $\times 355$ )

un grand nombre de cas, reconnaître ces divisions secondaires grâce aux couches cuticulaires, il n'est pas toujours possible d'affirmer que telle cellule n'appartient pas à la même cellule mère que ses voisines. Or, pour montrer l'étirement, nous sommes obligés de considérer les dimensions des cellules mères et non des cellules filles qui,

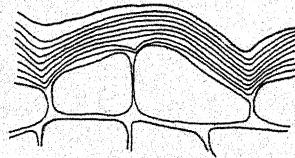


Fig. 4. — Cellules épidermiques d'une tige de Gui de 3 mm. de diamètre, ( $\times 355$ )

elles, ne s'étirent que plus tard. Nous préférions, donc, considérer le maximum d'étirement pour chaque entre-nœud et, pour cela, nous nous contenterons de faire la moyenne des rapports  $\frac{T}{R}$  d'un certain nombre de cellules choisies parmi les plus étirées; par exemple, nous ne ferons la moyenne que des six ou sept cellules les plus étirées de chaque entre-nœud.

Nous avons considéré cinq entre-nœuds, que nous dénommerons dans l'ordre de leur diamètre croissant, A (2 mm. 3), B (3 mm.) C (3 mm. 8), D (5 mm.), E (6 mm. 3).

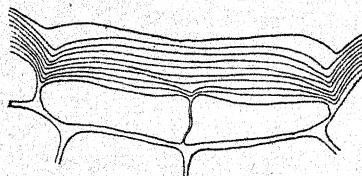


Fig. 5. — Cellules épidermiques d'une tige de Gui de 5 mm. de diamètre ( $\times 355$ )

Enfin, la paroi externe des cellules épidermiques augmentant considérablement avec l'âge, par formation de nouvelles couches cuticulaires, nous trouvons préférable d'utiliser pour établir le rapport  $\frac{T}{R}$  les diamètres internes de la cellule, c'est-à-dire de la cavité cellulaire ; cette manière de faire est d'autant plus justifiée qu'une cel-

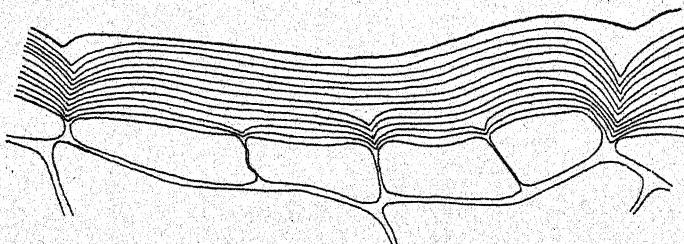


Fig. 6. — Cellules épidermiques d'une tige de Gui de 6,3 mm. de diamètre ( $\times 335$ )

lule qui change de forme, par traction, modifie relativement peu l'épaisseur de ses parois en comparaison de celle de sa cavité.

Nous avons cherché s'il y avait une relation entre le rapport  $\frac{T}{R}$  que nous pouvons appeler coefficient d'étirement, et le diamètre de la tige. En portant en abscisse le diamètre et en ordonnée le rapport

$\frac{T}{R}$  on a la courbe ci-contre (fig. 1) qui a une allure parabolique ; en effet  $\frac{T}{R}$  a pour valeur :

Pour l'entre-nœud	A :	1,63
—	B :	2,98
—	C :	5,2
—	D :	8,1
—	E :	13,7

ce qui indiquerait que l'étirement est proportionnel au carré du diamètre c'est-à-dire à la surface. Pour nous en assurer, construisons la courbe en portant en abscisse le carré du diamètre. La courbe est à peu près une droite (fig. 2), ce qui montre bien que l'étirement (maximum) est proportionnel à la surface.

Nous représentons, dans la photographie 1 (pl. XIII) et dans les figures 3 à 6 dans le texte, quelques cellules épidermiques appartenant à ces entre-nœuds différents ; la fig. 3 appartenant à l'entre-nœud A, la fig. 4 à l'entre-nœud B, le fig. 5 à l'entre-nœud D et la fig. 6 à l'entre-nœud E.

Dans la fig. 3, les cellules ne sont pas encore étirées et ont leur paroi externe en forme de voûte. Dans la fig. 4, une cellule un peu étirée vient de se divisor. Dans la fig. 5, une cellule qui s'était divisée après un premier étirement vient d'en subir un deuxième. Enfin, la fig. 6 représente une cellule qui s'est divisée une première fois, puis, les deux cellules filles, après avoir été étirées à leur tour, se sont divisées chacune en deux.

Nous avons, également, constaté, dans l'écorce, des étirements tangentiels avec divisions radiales dont nous ne parlerons pas ici pour ne pas allonger inutilement ce chapitre ; ces étirements, tout en étant importants, sont, d'ailleurs, moins caractéristiques que ceux de l'épiderme.

Nous voyons, par cet exemple, un cas normal d'étirement des cellules d'un tissu provoqué par la croissance d'autres tissus et nous observons nettement, ici, des divisions cellulaires consécutives à cet étirement.

Nous ne voulions, dans ce chapitre, que montrer un phénomène

net d'étirement normal avec divisions cellulaires consécutives, préférant porter notre attention sur les cas pathologiques et expérimentaux. Nous rencontrerons, d'ailleurs, dans ces derniers cas, d'autres phénomènes d'étirement normaux, en étudiant les tiges normales des témoins de nos expériences.

---

## DEUXIÈMÈ PARTIE

### L'ÉTIREMENT DANS LES TISSUS PATHOLOGIQUES

---

#### I

##### **Historique**

Les phénomènes d'étirement dans les tissus pathologiques ont déjà été signalés par quelques chercheurs, mais il est probable que les cas doivent être beaucoup plus nombreux et que l'on pourrait expliquer par des tractions mécaniques dues à une différence de croissance des tissus la forme de beaucoup de cellules étirées. Sans vouloir épuiser la littérature pathologique qui est très vaste, nous nous contenterons de citer quelques exemples ; puis nous étudierons plus en détail trois cécidies.

LACAZE-DUTHIERS en 1853 [166, pp. 343-444], décrivant une cécidie du pétiole de la feuille du Peuplier d'Italie produite par un *Pemphigus*, dit que : « les faisceaux fibro-vasculaires... semblent avoir résisté au mouvement d'extension et d'allongement qui est la conséquence de l'augmentation de volume ; ils sont visibles sur la partie concave des courbures et apparaissent dans l'intérieur de la cavité comme des cordes tendues sous le tissu parenchymateux ».

E. PRILLIEUX décrit, en 1876, quelques galles de Chêne et, à propos de celle produite par *Andricus curvator*, écrit [231, p. 132] que la partie interne de la galle limitée par une sorte de noyau cesse de s'accroître tandis que la partie externe grandit beaucoup. Les cellules de la région moyenne « subissent par suite une traction très grande de dedans en dehors. Mais elles ne peuvent suivre le développement excessif de la zone extérieure ; elles se déchirent... »

M. KÜSTENMACHER [154] parle aussi de quelques phénomènes d'étirement dans des galles de Cynipides.

M. MOLLIARD, à propos de la cédidie produite sur *Daucus Carota* par *Asphondylia Umbellatarum*, dit que [181, p. 174, pl. 8 fig. 13] les vaisseaux ligneux... sont rassemblés par petits groupes séparés par du parenchyme ; que ce dernier « peut être formé par des cellules allongées qui rayonnent autour des vaisseaux et semblent avoir été étirées par l'écartement de ces vaisseaux ».

H. FOCKEU sans prononcer le mot d'étirement dit cependant [65, pp. 108-109] que, dans la galle de *Populus euphratica* produite par un Hémiptère, les cellules du parenchyme cortical « sont elliptiques dans la zone externe, avec leur grand axe parallèle à l'épiderme... » ; sa figure 38 nous donne tout à fait l'impression que ces cellules externes ont été étirées.

M. MOLLIARD [187, p. 216] écrit en 1899 à propos de la galle de l'*Aulax Papaveris* sur *Papaver dubium* : « La paroi du fruit obligée de suivre l'accroissement des tissus internes n'augmente pas le nombre de ses assises dans le sens de l'épaisseur, mais le nombre des cellules augmente tangentially et surtout les éléments sont fortement étirés dans ce sens ; alors que les cellules de la paroi du fruit normal sont à peu près isodiamétriques, celles de la galle sont 3 fois plus allongées parallèlement à la surface de la paroi que dans le sens radial ; on observe ici une accentuation d'un phénomène qui se produit normalement dans l'écorce de certaines tiges à accroissement secondaire. » Nous reviendrons sur cette galle quelques pages plus loin.

La même année, O. APPELL [1], étudiant la galle de *Hormomyia Fagi* sur le Hêtre, dit que les cellules situées à la partie interne et externe du bourrelet diffèrent des autres ; elles présentent une forme étroite et étirée donnant ainsi l'impression que les divisions ne se sont pas faites assez rapidement et qu'une extension passive de ces cellules a eu lieu.

G. HABERLANDT [94] provoque expérimentalement dans les feuilles de *Conocephalus ovatus* la formation d'hydatodes de remplacement ; la croissance exagérée des tissus amène des déchirures dans les cellules plus externes.

E. KÜSTER en 1902 [158, p. 71] et M. MOLLIARD en 1913 [188, p. 229-230], à propos de la galle produite par *Tetraneura Ulmi* sur les feuilles de l'Orme, montrent que les cellules des tissus de la face inférieure de la feuille présentent un étirement tangentiel ;

les cellules deviennent longues, effilées, comme du verre étiré au-dessus d'une flamme et sont analogues à celles rencontrées dans les algues marines [156] dont nous avons déjà parlé. La croissance continuant, ces cellules finissent par se séparer les unes des autres. E. KÜSTER dans le même article [158, p. 74] dit, à propos de la galle du pédoncule floral de *Jacquinia Schiedeana*, que les pédoncules initialement fins ont une croissance en épaisseur intense que leur épiderme ne peut pas suivre ; les cellules épidermiques sont de ce fait étirées jusqu'à ce que finalement elles soient déchirées.

C. HOUARD en 1903 [126, p. 238], à propos de la galle de *Lasioptera rubi* sur la tige de *Rubus fructicosus*, écrit que l'épiderme a des cellules plus larges et moins bombées que dans les tiges normales et que l'écorce n'ayant pu suivre l'accroissement de volume du cylindre central se fend suivant des lignes longitudinales.

En 1911, F. WEIDEL [303] dit que la galle de *Neuroterus numismalis* sur *Quercus* subit pendant l'hiver une forte croissance des éléments centraux principalement ; aussi l'épiderme s'est transformé comme si on l'avait étiré comme une bande de caoutchouc.

E. KÜSTER [160, p. 187] remarque que l'intensité de croissance des différentes couches de tissus des galles est très différente et peut causer une tension qui finalement amène des déchirures ; les galles de *Biorrhiza pallida* présentent souvent ces déchirures à leur surface.

O. GERTZ [77], d'après E. KÜSTER [161, p. 431], aurait attiré l'attention sur l'intensité de croissance faible qui caractérise les parties pâles des feuilles panachées par opposition aux parties vertes normales. Les parties pâles se développeraient donc parfois, sous des tensions de tractions importantes qui se traduirait par la position des parois des cellules épidermiques parallèlement à la direction de la croissance. Le parcours des faisceaux de vaisseaux subirait, aussi, ces influences de traction dans les parties des feuilles où se produit un arrêt de croissance ; les mailles formées par ces faisceaux semblent se disposer radiairement autour du point où l'arrêt de croissance est le plus fort (F. V. RAND [232] d'après E. KÜSTER [161, p. 431]).

En 1928 [72] nous avons signalé sans l'étudier en détail un phénomène d'étirement dans la paroi supérieure du réceptacle de *Senecio Jacobaea* attaqué par *Stictodiplosis Jacobaeae*, étirement

pouvant aller jusqu'à la rupture de la dite paroi. Nous y reviendrons quelques lignes plus loin.

ZWEIGELT, en 1917 [319], et surtout dans un gros volume en 1931 [320], décrit, chez des galles d'Aphides, des phénomènes de croissance passive et d'étirement, notamment dans des cellules stomatiques.

Nous allons maintenant, après ce court aperçu historique, étudier, plus en détail, trois cécidies : une d'inflorescence, une de fruit et une de rhizome ; deux d'entre elles ne nous semblent pas avoir été étudiées par d'autres auteurs.

## II

### Cécidie produite par *Stictodiplosis Jacobaeae* H. Löw sur *Senecio Jacobaea* L.

Nous avons déjà étudié cette cécidie dans un travail antérieur [72]. Nous allons, ici, le résumer en insistant davantage sur l'étirement des cellules du réceptacle.

Cette cécidie a été décrite brièvement dans les catalogues de galles ou de cécidozoaires, notamment par KALTENBACH [132, p. 365, n° 38], KIEFFER [136, p. 96] [137, p. 509], KERTÈSZ [135, p. 94], HOUARD [127, t. II, p. 1009], Ross [246, p. 271]. Nous nous contenterons de donner ici la description de C. HOUARD : « Capitule fortement gonflé et charnu, ordinairement teint de rouge à la base. Larves grégaires blanc jaunâtre vivant entre les fleurons (métamorphoses dans la terre). *Stictodiplosis Jacobaeae* H. Löw 5865.

L'étude anatomique de cette cécidie ne nous semble pas avoir été faite avant nous. Les matériaux que nous devons à l'obligeance de M. MOLLIARD, provenaient de Presles (Seine-et-Oise) où ils avaient été cueillis, à la fin de juillet, et fixés au Bouin. Ils ont été inclus dans la paraffine et les coupes ont été faites en série.

#### ÉTUDE A LA LOUPE :

Nous ne donnerons pas la description du Seneçon Jacobée normal qui se trouve dans toutes les flores. Nous n'insisterons que sur quelques détails. Les capitules sont généralement hauts de 6 à

10 mm., larges de 5 à 7 (dans leur partie moyenne). Leur base est nettement triangulaire.

Les capitules attaqués sont plus gros, déformés. Leur largeur varie de 8 à 13 mm., elle est donc presque doublée. Leur hauteur, aussi, est plus grande (12 à 13 mm.). Leur base n'est plus triangulaire, le capitule est globuleux. Si nous le coupons longitudinalement,

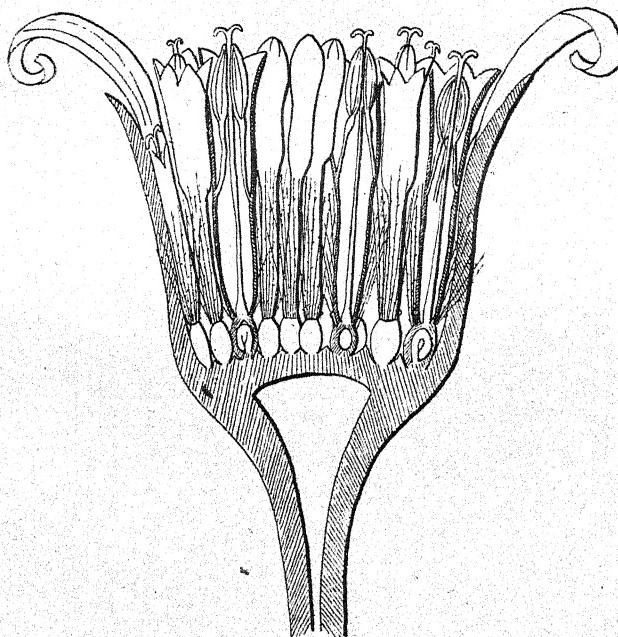


Fig. 7. — Capitule sain de *Senecio Jacobaea* L. ( $\times 8$  environ).

nous voyons que le réceptacle est creusé d'une cavité ayant la forme d'un cône allongé dans les exemplaires sains (fig. 7). Dans les capitules attaqués, cette cavité est beaucoup plus grande et plus sphérique (fig. 8) ; sa paroi supérieure est très amincie et très étirée, du moins dans les exemplaires très gros, étirement pouvant amener une rupture de la paroi.

Entre les fleurons, se trouvent des larves de 1 mm. à 1 mm. 5 de long. Les fleurons sont pour la plupart très hypertrophiés et mor-

phologiquement bien constitués, sauf quelques-uns qui, dans les galles très évoluées, sont noirâtres et atrophiés. Dans ces derniers cas, la paroi supérieure du réceptacle est généralement déchirée ou du moins très amincie ; les larves sont rares ou manquent complètement ;

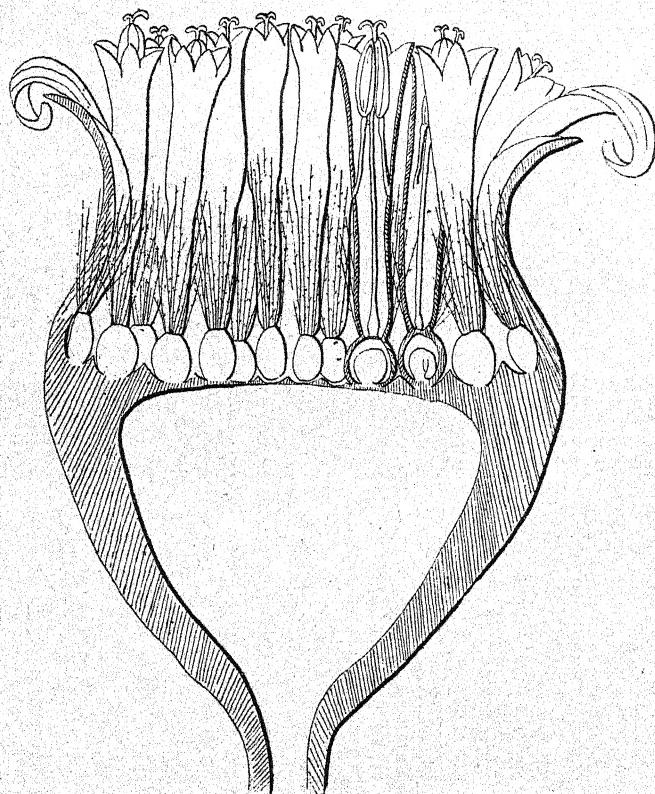


Fig. 8. — Capitule de *Senecio Jacobaea* L. attaqué par *Stictodiplosis Jacobaeae* H. Löw. ( $\times 8$  environ).

il est probable qu'elles ont émigré vers la terre où elles doivent subir leurs métamorphoses [127]. Ces larves ont, en effet, un appareil sauteur appelé « Spatula sternalis », leur permettant d'atteindre le sol (GIARD [78]). Cette atrophie des fleurons qui, même dans les capitules les plus avancés, est relativement rare, par rapport aux

autres fleurons bien constitués et hypertrophiés, ne semble pas être une réaction caractéristique à l'attaque de l'insecte (réaction qui semble être plutôt une hypertrophie). Le voisinage immédiat des larves n'empêche pas les fleurons d'être bien développés tout en étant très hypertrophiés. Nous avons trouvé, en effet, des ovules fécondés avec embryons bien développés au voisinage d'une larve.

#### ÉTUDE MICROSCOPIQUE :

Nous renvoyons, pour la description anatomique, à notre mémoire antérieur, et, pour la partie normale, à l'article de GREEMANN [86]. Nous rappellerons simplement les conclusions.

#### *Bractées.*

Les bractées attaquées sont, suivant les endroits, deux à trois fois plus épaisses que les bractées normales. L'épaisseur des amas de fibres et des faisceaux augmente dans un rapport qui varie de 1,3 à 2,5, les tissus non mécaniques, parenchymateux ou autres, augmentent dans un rapport variant de 2,2 à 4. Les noyaux sont également hypertrophiés, le rapport de leurs dimensions à celles des noyaux normaux variant de 1,75 à 2.

Dans les cellules chlorophylliennes des bractées ou des réceptacles attaqués, les chloroleucites sont un peu plus gros que dans les cellules normales, mais, beaucoup moins nombreux. Dans les capitules attaqués, les chloroleucites se trouvent en profondeur dans un plus grand nombre d'assises de cellules que dans les capitules normaux, ce qui pourrait s'expliquer par ce fait que, dans ces derniers, les chloroleucites étant en plus grand nombre et beaucoup plus serrées interceptent plus rapidement les radiations lumineuses.

#### *Réceptacle.*

Dans les capitules attaqués, la cavité du réceptacle est très agrandie, et sa largeur peut atteindre cinq fois la largeur normale ; celle-ci, qui est généralement de 1 mm. ou un peu plus, atteint 4 ou 5 mm. dans les capitules attaqués.

Les cellules, dans les capitules attaqués, sont très hypertrophiées (deux à trois fois plus grandes). Nous avons signalé, dans notre mémoire antérieur, que le nombre des cellules ne nous paraît-

sait pas augmenté et que nous n'avions pas trouvé de phénomènes d'hyperplasie. Nous tenons à rectifier, ici, une erreur. Ayant repris l'étude de ces réceptacles, nous avons constaté que, si le nombre des cellules n'augmente pas dans le sens radial comme nous l'avions dit, par contre, nous avons trouvé, dans les capitules très hypertrophiés, un allongement des cellules dans le sens longitudinal avec des divisions radiales, du moins dans les régions externes. Cet allongement diminue, d'ailleurs, quand on se rapproche de la région supérieure du réceptacle où les cellules sont, au contraire, allongées horizontalement.

La paroi supérieure du réceptacle, formée de plusieurs assises de cellules dans les réceptacles normaux, est, dans les capitules attaqués, réduite à deux ou trois couches de cellules étirées ; elle est, même, souvent déchirée. Nous reviendrons sur ce fait quelques lignes plus loin.

#### *Fleurons.*

La corolle est deux fois plus épaisse dans les capitules attaqués que dans les capitules normaux, les cellules sont hypertrophiées à peu près dans les mêmes proportions, le rapport de leurs dimensions avec celles des cellules normales variant de 1,4 à 3,6 suivant leurs places ou suivant les cas. Les étamines sont légèrement hypertrophiées et les grains de pollen paraissent normaux. Nous avons, cependant, signalé, dans certaines fleurs, une atrophie des étamines qui sont laminées, réduites à des staminodes. Dans quelques unes l'on voit des ébauches de sacs polliniques et des grains de pollen atrophiés, tout à fait semblables à ceux de *Geranium dissectum* attaqué par *Phytophtorus Schlechtendali* et représentés par M. MOLLIARD [186, pl. XIII, fig. 7].

Dans les coupes attaquées, le style a la même structure que dans les coupes normales, mais, avec hypertrophie très grande. Il en est de même pour l'ovaire ; ici, ce qui augmente le plus, c'est la paroi ovarienne et la cavité de l'ovaire. La paroi carpellaire augmente dans un rapport variant de 2,4 à 4 et la cavité de l'ovaire dans un rapport variant de 1,8 à 2,9 alors que l'ovule n'augmente que dans un rapport variant de 1,1 à 1,9. De même la largeur du sac embryonnaire n'augmente que dans le rapport 1,15. L'ovule ne remplit pas entièrement la cavité ovarienne. L'ovaire croît donc beaucoup plus

que l'ovule qui paraît normal. Dans certains capitules attaqués, nous avons trouvé plusieurs embryons bien développés dont quelques-uns au voisinage d'une larve, ce qui prouve que les fleurs attaquées ne sont pas stériles, du moins pour l'ovule ; nous ne pouvons pas affirmer que les étamines ne sont pas stériles, le pollen, ayant fécondé les sacs embryonnaires, peut en effet provenir de capitules sains, d'autant plus que, dans les fleurs du genre *Senecio*, les anthères s'ouvrent avant que les stigmates soient nubiles ; le transport du pollen par les insectes est nécessaire pour la fécondation. Il y a tout lieu de croire cependant que les grains de pollen ne sont pas stériles (à part ceux qui sont atrophiés et dont nous avons déjà parlé).

Enfin, quelques fleurons présentent un ovaire très atrophié, presque informe ; ces ovaires appartiennent aux fleurs nécrosées dont nous avons déjà parlé.

#### *Demi-fleurons.*

Hypertrophie analogue à celle déjà décrite pour les fleurons.

Nous avons repris l'examen de la paroi supérieure du réceptacle et nous en avons fait deux clichés : l'un correspondant à un réceptacle normal (phot. n° 2, pl. XIII) et l'autre à un réceptacle attaqué (phot. n° 3, pl. XIII). Dans cette dernière photographie, on voit l'agrandissement de la cavité ; il s'agit d'un réceptacle dont la paroi supérieure de la cavité s'est, du fait de cet agrandissement, trouvée fortement tendue et étirée et a fini par se rompre. On voit très bien la forme étirée des cellules. Les cellules de la paroi supérieure du réceptacle normal, à peu près isodiamétriques et dont le rapport des dimensions est voisin de 1, prennent, dans le réceptacle attaqué, une forme très étirée ; le rapport de leurs dimensions atteint facilement 5,2 ; 6 ; 11 et même 11,2. Dans certains cas, les cellules sont tellement étirées que l'on ne peut plus mesurer leur épaisseur ; la région présente, alors, un aspect presque feuilleté.

## III

Cécidie produite par *Aulax Papaveris* Perris  
sur *Papaver dubium* L.

Cette galle a été décrite ou étudiée très brièvement par différents auteurs : PERRIS [212], E. T. CONNOLD [31], J. REIJNVAAN and W. DOCTERS VAN-LEEUWEN [240], C. HOUARD [127, T.2, p. 439-440], W. MAGNUS [175, p. 33], H. Ross [246]. Mais elle n'a été vraiment étudiée en détail que par M. MOLLIARD, soit pour elle-même soit en lui en comparant d'autres [187] [190] [191]. Ce dernier en a donné des figures (dessins et photographies) très précises qui se trouvent reproduites dans presque tous les traités de cécidiologie [127, t. II, p. 439] [160, p. 194] [161, p. 195] [162, p. 29].

Aussi nous jugeons tout à fait superflu de reprendre l'étude de cette galle. Nous rappellerons, simplement, que c'est une galle de fruit, que les œufs sont pondus par l'insecte à l'intérieur de la cavité ovarienne et déposés sur les lames placentaires, que leur action détermine une rapide hypertrophie de ces dernières qui arrivent au contact les unes des autres.

Nous avons déjà cité (page 30) tout un passage de M. MOLLIARD signalant que la paroi du fruit, obligée de suivre l'accroissement des tissus internes, n'augmente pas le nombre de ses assises dans le sens de l'épaisseur ; mais, que le nombre des cellules augmente tangentially et que les éléments sont surtout fortement étirés dans ce sens. (Souvent d'ailleurs, l'hypertrophie considérable des tissus internes fait éclater la paroi du fruit.) Dans ce travail, nous avons l'intention de préciser uniquement cet étirement. M. MOLLIARD a bien voulu, à cet effet, nous permettre de prendre dans sa collection quelques exemplaires que nous avons coupés. Nous en comparerons trois ; un normal, de diamètre 5 mm. 2 ; un très hypertrophié, de diamètre 19 mm. ; et un intermédiaire, cueilli avant que l'hypertrophie ne soit très grande, de diamètre 9 mm. 2.

M. MOLLIARD écrit [187, p. 216] : « Alors que les cellules de la paroi du fruit normal sont à peu près isodiamétrales, celles de la galle sont trois fois plus allongées parallèlement à la surface de la paroi que dans le sens radial ». Ces mesures correspondent évidemment à des moyennes. Dans ce qui va suivre, nous ne nous adresserons qu'à

l'épiderme, mais, pour le sujet qui nous occupe, nous préférons, de même que pour l'épiderme du Gui, faire la moyenne d'un certain nombre de cellules choisies parmi les plus étirées ; car, lorsque les cellules ont atteint un certain étirement, elles se divisent et ressemblent bientôt aux autres, ce qui abaisse, tout de suite, les moyennes

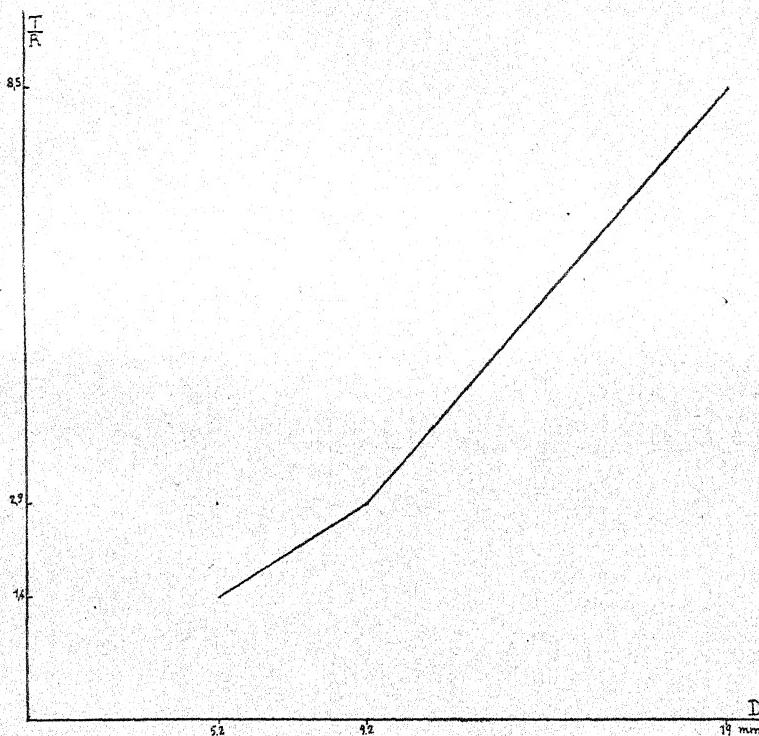


Fig. 9. — Courbe montrant les variations de l'étirement des cellules de l'épiderme du fruit de *Papaver dubium* L. attaqué par *Aulax Papaveris* Perris (en abscisse : le diamètre du fruit).

et nous préférons prendre les cellules les plus étirées, en deux mots, prendre le *maximum d'étirement* pour chaque cas. Mais, pour que ces chiffres ne soient pas trop arbitraires, nous ferons une moyenne, non du nombre total de cellules, mais, d'un certain nombre des plus étirées.

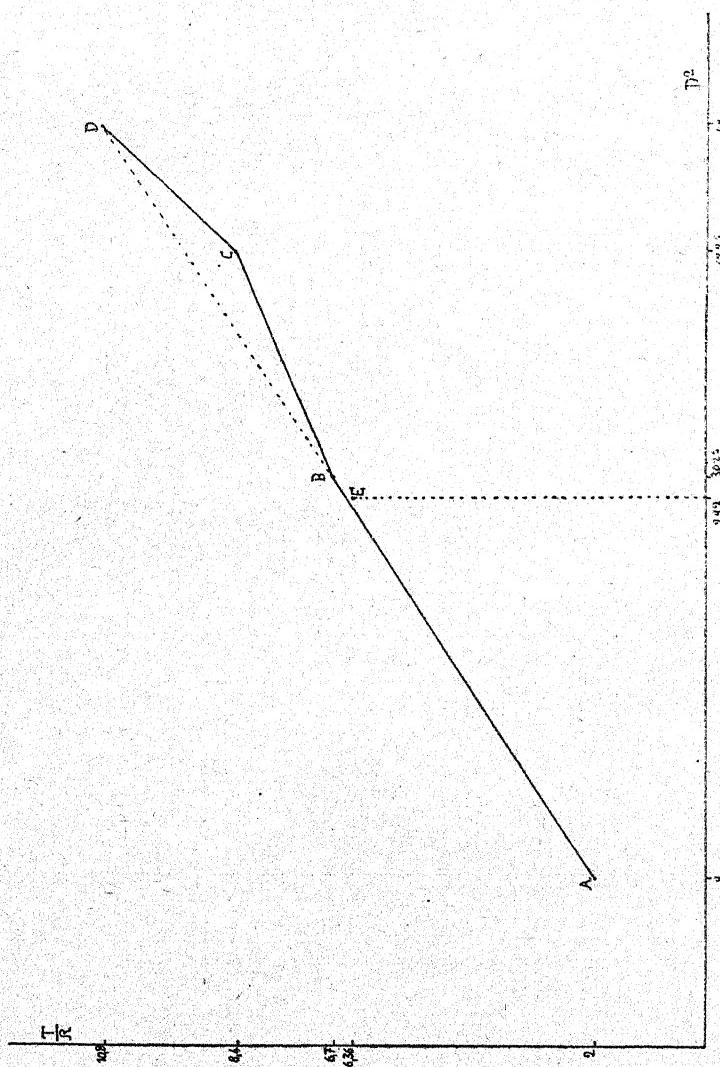


Fig. 14. — Courbe montrant les variations de l'étirement des cellules externes de la Galle d'*Oryna nebulosa* Wied, sur *Chrysanthemum Leucanthemum* L. (en abscisse le carré du diamètre de la galle).

Nous avons fait ainsi pour trois tailles de fruit :

- A. Normal de diamètre 5 mm. 1/4 environ.
- B. Attaqué, jeune, de diamètre 9 mm. 1/4.
- C. Attaqué, vieux, de diamètre 19 mm.

Comme pour le Gui, nous porterons en abscisse le diamètre du fruit et en ordonnée le rapport  $\frac{T}{R}$  du diamètre tangentiel au diamètre radial.

$$\begin{aligned} A : \frac{T}{R} &= 1,4 \\ B : \frac{T}{R} &= 2,9 \\ C : \frac{T}{R} &= 8,5 \end{aligned}$$

Nous voyons, dans la fig. 9, que la courbe croît très vite et que l'étirement n'est pas proportionnel au diamètre. Comme pour le Gui, nous avons porté ensuite, en abscisses, le carré du diamètre et nous voyons que l'étirement est sensiblement proportionnel au carré du diamètre c'est-à-dire à la surface de section (fig. 10).

Nous donnons dans la phot. 4 (pl. XIII) la partie périphérique du fruit normal de *Papaver dubium* que nous venons d'étudier, et dans la phot. 5 (pl. XIII) celle du fruit de diamètre 19 mm.

On voit très bien que les cellules épidermiques sont à peu près isodiamétriques dans le fruit normal et très étirées avec des divisions radiales dans le fruit attaqué. On rencontre même des cellules encore plus étirées, sur le point de se rompre, et présentant une lumière extrêmement mince comme celle que nous représentons dans la phot. 6 (pl. XIII) et qui appartient à l'exemplaire C.

(à suivre)

## BIBLIOGRAPHIE

---

BOLL (Marcel). — **L'Atomistique.** Collection « Hippocrate ». Le François, 91, boulevard Saint-Germain, Paris.

Ce dernier livre de M. Marcel BOLL est un exposé fort attrayant des questions les plus importantes de la chimie et de la chimie physique moderne ; par ses chapitres relatifs à l'osmose, à la colloïdologie, à la catalyse, il intéressera certainement les biologistes.

L'auteur expose tout d'abord ce que fut la progression des connaissances relatives à la structure de l'atome et à la constitution des molécules. Après quoi, à propos de l'état liquide, il examine comment fut acquis ce que nous savons de la capillarité, de la viscosité, de l'osmose. Dans le chapitre qui traite de l'état colloïdal, les biologistes trouveront l'histoire des débuts de la colloïdologie et l'exposé des notions actuellement admises sur les propriétés des micelles. L'ouvrage se termine par un chapitre sur la réaction chimique, où l'auteur nous conduit du phlogistique de Stahl aux vitamines et aux hormones en passant par l'œuvre de Lavoisier, la mécanique chimique de Berthollet, Nernst, Guldeberg et Waage, la catalyse de Berzélius, la thermochimie de Hess, Thomsen et Berthelot et le cycle de Born.

C'est à la fois un livre d'histoire de la Science et un exposé extrêmement clair des problèmes les plus captivants de la chimie physique, où les acquisitions les plus récentes sont reliées aux choses du passé d'une façon souvent très savoureuse.

R. COMBES.

KORSCHELT (E.). — **Regeneration und Transplantation.** Bd. II : Transplantation, Teil 2. (Régénération et transplantation. Volume II : Transplantation, 2<sup>e</sup> partie). — Gr. in-8°, 862 p., 285 fig. ; Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1931.

Cette seconde partie, qui termine l'ouvrage considérable de KORSCHELT (voir *Rev. gén. de Bot.*, t. 40, 1928, p. 190 ; t. 45, 1933, p. 177), se rapporte exclusivement au règne animal et traite de la transplantation de la peau, des organes des sens, du système nerveux, du squelette, etc. Les 200 dernières pages sont occupées par une abondante bibliographie, à laquelle fait suite une table alphabétique de matières, le tout se rapportant à l'objet du second volume.

G. BIROET.

---

SUR LES  
CONSTANTES DE COMPARAISON  
UTILISÉES DANS LES RECHERCHES RELATIVES  
AUX VARIATIONS DE SUBSTANCE  
DANS LES FEUILLES

par M. E. MICHEL-DURAND

---

L'étude des variations des principes minéraux et organiques des feuilles, par la méthode chimique, suppose l'adoption d'une constante de comparaison à laquelle seront rapportés les résultats des analyses. Du choix plus ou moins judicieux du terme de comparaison dépend toute la valeur des conclusions.

Le poids sec et le poids frais, la surface foliaire ont été tour à tour utilisés. On trouvera, dans un mémoire relativement récent (1), une étude critique bien documentée de la question.

Le but de cet exposé est d'établir un parallèle entre deux variantes de la méthode générale des surfaces foliaires égales très en faveur à l'heure actuelle auprès des physiologistes :

la méthode des demi-feuilles de SACHS,

la méthode des rondelles préconisée par STAHL.

Après avoir fait ressortir les avantages et les inconvénients des deux techniques, j'en proposerai une troisième qui me paraît, dans certains cas, devoir donner des résultats plus précis.

(1) GOUWENTAK (C.), Untersuchungen über den N — Stoffwechsel bei *Helianthus annuus* L. J. H. de Bussy, Amsterdam, 1929. Recueil des travaux botaniques néerlandais, vol. XXVI, liv. I, 1929.

### I. — MÉTHODE DE SACHS OU DES DEMI-FEUILLES.

Sur des feuilles ou des folioles symétriques, on prélève la moitié de l'organe par une section effectuée parallèlement et à quelque distance de la nervure médiane afin de ne pas endommager cette dernière. L'analyse de la partie prélevée donnera la composition initiale de la feuille ; la demi-feuille restée en place, traitée de la même façon, donnera la composition de l'organe à la fin de l'expérience. Il suffit de comparer les résultats pour conclure.

Cette technique, qui présente l'avantage de la simplicité, n'est pas exempte de critique. En fait, à part de rares exceptions, on pose comme postulat que les parties droite et gauche d'un limbe symétrique par rapport à la nervure médiane sont identiques.

On a fait justement remarquer que la symétrie absolue du limbe des feuilles est plutôt exceptionnelle. La simple observation de la répartition des nervures secondaires dans une feuille à limbe en apparence symétrique de Châtaignier ou de Laurier-Cerise, suffit pour s'en convaincre. Enfin, en admettant que la symétrie soit réalisée en largeur dans les deux moitiés du limbe, il conviendrait de s'assurer qu'elle se continue dans l'épaisseur de la feuille. Il est vrai que BROWN et MORRIS (1) ont précisément établi, dans quelques cas particuliers, l'égalité du poids de la substance sèche correspondant aux demi-limbres droit et gauche de certaines feuilles.

Je serai amené à prouver dans la suite que cette conclusion est loin d'être générale. Mais en choisissant avec beaucoup de soin le matériel d'expérience, en appliquant rigoureusement les différents procédés de détermination des surfaces égales dont dispose le physiologiste, il devient possible de réduire au minimum ces causes d'erreur.

Il n'en est plus de même pour l'objection formulée récemment contre la méthode de SACHS (2). Une feuille blessée ne se comporterait plus comme une feuille normale et les différences de composition constatées entre le début et la fin d'une expérience de courte durée seraient, pour une large part, le fait des perturbations d'ordre nutritif résultant du traumatisme.

(1) BROWN (H.), and MORRIS (G.). — A contribution to the chemistry and physiology of foliage leaves. *Journ. of the Chem. Soc. Transact.* 63, 604-677, 1893.

(2) COMBES (R.). — *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. 187, p. 616 et 993, 1928.

L'expérience montre, en effet, que les traumatismes exercés sur les organes végétaux provoquent une réaction des tissus lésés et notamment une rupture dans l'équilibre des échanges gazeux de la feuille ; mais la cicatrisation qui en résulte peut ramener les tissus vivants à leurs conditions premières d'existence.

C'est ainsi que les cotylédons sectionnés de glands du Chêne reprennent leur composition initiale au bout de quelques jours (1) ; les demi-feuilles vertes de Laurier-Cerise et de Châtaignier jaunissent et tombent en même temps que les feuilles voisines intactes et, dans cette dernière espèce, la teneur en azote des feuilles tombées, blessées ou non, ne présente aucune différence appréciable. Les perturbations causées par la blessure sont donc limitées à la période de cicatrisation, tout au moins pour l'Azote, et prennent fin avec elle (2). L'emploi de la méthode de SACHS suppose donc la connaissance préalable de la durée de la cicatrisation ; son utilisation dans cette période sera précédée d'expériences liminaires effectuées dans le but de déterminer avec précision la part qui revient au traumatisme dans les variations observées. Si cette détermination présente des difficultés, la technique en question n'est pas applicable dans cette première période. Il en est de même d'ailleurs dans le cas fréquent des feuilles ou folioles à surface dissymétrique, le matériel pouvant présenter par ailleurs un réel intérêt. C'est ainsi que j'ai dû renoncer à l'utiliser pour des recherches sur les feuilles d'Ailante et on pourrait multiplier les exemples de cette nature.

A ces différents points de vue, la méthode de STAHL présente une réelle supériorité.

## II. MÉTHODE DE STAHL

Elle consiste à prélever à l'emporte-pièce des surfaces égales, sur des feuilles convenablement choisies, autant que possible dans les mêmes régions du limbe. On verra dans la suite que cette précaution est indispensable. Dans ces conditions, il devient possible d'opérer

(1) MICHEL-DURAND (E.). — Recherches sur les composés tanniques.  
*Rev. Gén. Bot.*, t. 41, 1929.

(2) MICHEL-DURAND (E.). — Origine protidique ou glucidique des tannins.  
*Rev. Gén. Bot.*, t. 44, 1932.

sur le feuillage de n'importe quelle plante sans se préoccuper de la forme de la lame foliaire. L'inconvénient est de ne pouvoir utiliser qu'une partie du matériel récolté. Les rondelles pouvant être prélevées à chaque récolte sur des feuilles intactes, l'effet traumatique n'intervient plus. Pour les raisons que je viens d'indiquer, cette méthode paraît offrir le maximum de garanties.

Cependant elle n'est pas exempte de critique. On a objecté tout d'abord que les feuilles représentent des individualités vivantes dont la constitution chimique peut être très variable en passant de l'une à l'autre. En opérant sur un grand nombre de feuilles d'un même arbre, ces différences se trouvent amorties d'autant mieux que le nombre d'organes considéré est plus élevé. En revanche, si les recherches exigent des prélèvements nombreux sur un même plant, on s'expose à modifier l'équilibre nutritif du végétal et on retombe ainsi dans les causes d'erreur signalées à propos de la méthode de SACHS.

S'il s'agit de végétaux présentant un petit nombre de feuilles, les récoltes seront nécessairement effectuées sur plusieurs plantes : ce qui ne peut qu'aggraver l'erreur résultant des différences individuelles.

Cette technique repose elle aussi sur un postulat de base : à savoir que la surface du limbe reste constante pendant toute la durée de l'expérience. Or il n'en est pas toujours ainsi. BROWN et ESCOMBE (1), en opérant sur des surfaces égales prélevées dans des feuilles de *Catalpa*, sont amenés à observer, pour l'assimilation du gaz carbonique, des résultats aberrants qu'ils attribuent, en partie, au rétrécissement du limbe dans le cours de l'expérience.

Les observations de THODAY (2), sur les feuilles d'*Helianthus*, confirment cette opinion.

Il constate que la surface du limbe est, dans une certaine mesure, fonction de l'état hygrométrique de l'air. En passant de l'air humide dans l'air sec, la diminution de surface du limbe peut s'élever à

(1) BROWN (H.) and ESCOMBE (F.). — Researches on some of the physiological processes of green leaves, with special reference to the interchange of energie between the leaf and its surroundings. *Proc. Roy. Soc. of London*, 76, 29-III, 1905.

(2) THODAY (D.). — Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. *Helianthus. Proc. Roy. Soc. of London*, 62, I-55, 1910.

5 %. Partant de ce fait, THODAY préconise la délimitation préalable à l'encre grasse de surfaces foliaires égales sur lesquelles devront porter les analyses.

Miss GOUWENTACK répète les expériences de THODAY sur la même espèce et ramène à 3 % l'erreur résultant des changements de surface de la feuille ; dans ces conditions, pour les dosages d'azote, elle estime superflues les précautions préconisées par THODAY.

KEULEMANS (1) partage entièrement cette manière de voir ; à la suite de ses expériences, il confirme l'existence de ces variations de surface, mais leur influence sur l'exactitude des résultats des analyses serait négligeable.

En réalité, ces conclusions discordantes tiennent, comme on le verra dans la suite, à la structure des feuilles étudiées : les feuilles d'une espèce étant hygroscopiques, celles d'une autre espèce pouvant l'être beaucoup moins.

*Epaisseur des feuilles.* — Les variations dans l'épaisseur des limbes constituent l'objection la plus grave à l'utilisation des surfaces foliaires égales comme constante de comparaison.

Si les prélèvements des surfaces égales sont effectués sur la même feuille, il y a lieu de se demander si la lame foliaire, en dehors des nervures, présente partout la même épaisseur. Par mesure de précaution, la plupart des physiologistes qui ont utilisé cette technique se sont astreints à découper les rondelles dans la même région du limbe des différentes feuilles récoltées. Précaution nécessaire, mais non suffisante : deux feuilles d'un même rameau pouvant être d'inégale épaisseur.

Il est curieux de constater que les renseignements font à peu près défaut à ce sujet.

Par contre on possède quelques données relatives à l'épaisseur des feuilles panachées et vertes appartenant à la même espèce. D'après SCHUMACHER (2), les différences d'épaisseur dans le parenchyme de ces deux sortes de feuilles sont telles que les surfaces égales ne sont plus comparables entre elles.

(1) KEULEMANS (M.). — Die Produkte der Kohlensäure-assimilation bei *Tropaeolum majus*, eine quantitative Untersuchung mit biochemischen Methoden *Rec. d. Trav. bot. néerl.*, 25, 1928.

(2) SCHUMACHER (W.). — Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels panaschierter Pflanzen. *Planta* 5, 161-231, 1928.

Cette même cause d'erreur peut se retrouver dans les surfaces foliaires à teinte verte uniforme. BROWN et ESCOMBE, dans leurs expériences sur l'assimilation des feuilles de *Catalpa*, incriminent en partie les différences d'épaisseur des feuilles pour expliquer les erreurs constatées dans leurs déterminations.

C'est pourquoi des physiologistes comme DELEANO, CHIBBNAL préfèrent encore rapporter les résultats de leurs analyses au poids frais.

*Comparaison des deux méthodes.* — Chacune d'elles présentant ses avantages et ses inconvénients, on adoptera l'une ou l'autre de ces deux techniques suivant le matériel à étudier et la durée de l'expérience. S'il s'agit de déterminer les variations *journalières* de substance dans la feuille, il semble bien que la méthode des rondelles découpées à l'emporte-pièce sur des feuilles intactes puisse donner des résultats plus précis, à la condition d'atténuer les différences individuelles par des récoltes portant sur de nombreuses feuilles ; mais encore convient-il de s'assurer que l'importance de ces variations est négligeable par rapport aux différences expérimentales obtenues.

Pour des recherches s'étendant sur plusieurs semaines et avec un matériel limité, la méthode des demi-feuilles peut fournir des résultats plus satisfaisants, à la condition de déterminer l'influence du traumatisme produit sur l'organe considéré et sa durée.

Mais, il faut de toute évidence préciser, dans ces variations, la part qui revient à l'asymétrie des feuilles en surface et en épaisseur. De cette détermination dépend le degré de précision des recherches entreprises.

On a vu, dans le cours de cet exposé, que les auteurs ne donnent que bien rarement des indications à ce sujet.

A ce point de vue, les travaux de Miss GOUWENTACK constituent une heureuse exception : l'auteur ayant tout d'abord vérifié que, dans les feuilles d'*Helianthus*, le demi-limbe droit présente une teneur en Azote sensiblement égale à celle du demi-limbe gauche.

Aussi ses conclusions prennent-elles ici toute leur valeur :

« le poids frais n'étant pas constant, les variations de surface étant faibles, la méthode de la demi-feuille constitue une bonne constante de comparaison. »

### III. MÉTHODE MIXTE

En voulant effectuer des recherches sur les feuilles de Catalpa et de Laurier-Cerise au moyen de la méthode des demi-feuilles, j'ai éprouvé quelques difficultés à trouver un nombre suffisant de limbes à surface symétrique par rapport à la nervure médiane. J'ai tourné la difficulté en combinant les deux méthodes exposées plus haut. A cet effet, sur les feuilles de Laurier-Cerise à limbe symétrique ou non, on prélève un demi-limbe avec les précautions habituelles ; l'autre partie de la feuille, de préférence la plus large, reste en place.

On découpe à l'emporte-pièce, dans la partie prélevée, autant de rondelles que possible ; à la récolte, on effectuera la même opération sur la demi-feuille en expérience. On obtient, de cette façon, deux lots de rondelles, symétriques, à surfaces égales, correspondant au début et aux différentes étapes de l'expérience et appartenant aux mêmes feuilles. Les différences individuelles se trouvent ainsi supprimées tout en opérant sur des surfaces rigoureusement égales. On déterminera, par ailleurs, la durée de l'excitation traumatique sur chacune des espèces étudiées.

Afin d'éviter les objections toujours possibles dans cet ordre de recherches, j'ai été amené à soumettre la technique mixte à une étude critique détaillée. D'où les expériences préliminaires qui vont suivre.

#### I. — Distribution de la substance sèche dans le limbe des feuilles.

##### 1<sup>o</sup> FEUILLES DE CATALPA

Un Catalpa de 40 ans végétant en plein soleil dans le jardin du Laboratoire de Fontainebleau, avait donné, après élagage, des pousses robustes de 2 mètres de long portant de larges feuilles. Le limbe de ces dernières présentait en général les caractéristiques suivantes : longueur : 40 cm. ; largeur maxima : 30 cm. ; poids frais : 20 gr. Des feuilles de pareilles dimensions étant exceptionnelles chez les arbres végétant dans la région parisienne, je m'étais proposé de les utiliser pour étudier les phénomènes de migration sur une seule feuille. L'ampleur de la surface des limbes me permettait de sacrifier une partie de celle-ci en découpant les rondelles. Afin de

déterminer la façon dont je devais détacher ces dernières, je me suis proposé de déterminer l'influence de l'emplacement des rondelles prélevées sur leur poids sec.

Dans ce but, trois larges feuilles de Catalpa sont cueillies à 12 h. On découpe aussitôt à l'emporte pièce *n* rondelles de 5 cm. de diamètre symétriquement de part et d'autre de la nervure médiane, dans l'intervalle des grosses nervures inférieures ; on répète la même opération dans la région moyenne de la feuille et dans la région supérieure. Les deux autres feuilles sont traitées exactement de la même façon. On obtient ainsi, pour chacune d'elles, trois lots de rondelles égales en nombre et en surface et correspondant aux régions inférieure, moyenne, supérieure du limbe. On dessèche à 100-110° et on pèse.

Dans ce même matériel, on dose l'Azote total par la méthode JODL-BAUER.

N <sup>o</sup> s DES FEUILLES	R. INFÉRIEURE P. SEC N	R. MOYENNE P. SEC N	R. SUPÉRIEURE P. SEC N
----------------------------------	---------------------------	------------------------	---------------------------

## I

1.....	605	26	628	»	656	30
2.....	565	26	571	31	596	"
3.....	476	19	»	»	545	23

*Les feuilles ont été récoltées le 12 septembre à 12 heures.*

## II

1.....	363	»	»	»	447	»
2.....	550	27	»	»	558	28
3.....	619	35	»	»	675	38

*Les feuilles ont été récoltées le même jour à 22 heures.*

## III

1.....	620	24	655	27	655	27
2.....	455	16	494	19	508	20
3.....	397	15	426	17	470	18

*Les feuilles ont été récoltées le 13 septembre à 6 heures.*

Ces chiffres représentent des mgr. de substance.

A surfaces égales, les poids de substance sèche et d'azote croissent régulièrement de la base au sommet du limbe.

Ces variations de substances sont indépendantes du métabo-

lisme dont la feuille est normalement le siège au cours d'une journée ; elles sont liées à la structure de l'organe considéré.

Les surfaces égales étant prélevées dans l'intervalle des grosses nervures, l'influence de ces dernières ne saurait être mise en cause.

Il y a lieu de se demander comment varie la substance sèche dans les rondelles de même surface découpées suivant la largeur du limbe.

A cet effet, on découpe à l'emporte-pièce au voisinage de la nervure médiane et parallèlement à celle-ci,  $\frac{n}{2}$  rondelles dans le demi-limbe droit ; on répète la même opération sur les bords du limbe, chaque rondelle marginale étant découpée à la même hauteur que la rondelle médiane correspondante. Le demi-limbe gauche est traité de la même façon ; on réunit les rondelles médianes appartenant à la même feuille, puis les rondelles marginales. On détermine le poids de la substance sèche simultanément dans chaque lot comprenant  $n$  rondelles.

*Distribution de la substance sèche suivant la largeur du limbe.*

FEUILLES	RONDELLES		
	MÉDIANES P. SEC	MARGINALES P. SEC	DIFFÉRENCES
1.....	273	268	5
2.....	503	413	90
3.....			
4.....	355	338	17
5.....	365	340	25
6.....	500	486	14
7.....	520	489	31

Le poids sec de l'unité de surface du limbe va en décroissant de la nervure médiane à la périphérie. Il varie donc en fonction de la longueur et de la largeur de la feuille ; le maximum est atteint dans la région médiane supérieure du limbe c'est-à-dire dans l'extrémité de la feuille. La région la plus dense du limbe intéresserait donc celle qui présente les plus fines nervures. L'influence de ces dernières sera envisagée dans la suite.

Avant d'aborder ce problème, il y a lieu de se demander si cette répartition de la substance sèche est particulière à la feuille de

Catalpa qu bien si le phénomène est général pour les feuilles des autres espèces.

### 2<sup>e</sup> FEUILLES DÉ CHATAIGNIER.

On a choisi, en forêt, un châtaignier âgé d'une cinquantaine d'années exposé en plein soleil. Deux séries de vingt feuilles ont été choisies. On a découpé sur chacune d'elles et symétriquement par rapport à la nervure principale : deux rondelles dans la région inférieure, deux rondelles dans la région moyenne, deux dans la région supérieure. On obtient, ainsi pour chaque série, trois lots de 40 rondelles chacun intéressant les régions inférieure, moyenne, supérieure du limbe.

#### RÉGIONS

INFÉRIEURE P. SEC	MOYENNE P. SEC	SUPÉRIEURE P. SEC
Série I .... 906	889	870
Série II .... 902	895	879
Série III... 580	594	581

Une 3<sup>e</sup> série de feuilles ont été prélevées sur des jeunes pousses végétant sous bois.

Dans les feuilles de châtaignier végétant dans les conditions normales, le poids sec par unité de surface va en décroissant régulièrement de la base au sommet du limbe.

Cette répartition peut être légèrement modifiée par les conditions de végétation et d'âge de l'arbre considéré.

Les rondelles prélevées sur les feuilles appartenant à un même arbre, à la base du limbe, présentent très sensiblement le même poids sec.

### 3<sup>e</sup> FEUILLES DE LAURIER-CERISE :

#### RÉGIONS

FEUILLES	INFÉRIEURE P. SEC	MOYENNE P. SEC	SUPÉRIEURE P. SEC
1.....	137	134	129
2.....	141	137	132
3.....	146	142	140
4.....	128	122	119
5.....	137	132	130

On a répété la même expérience sur les feuilles persistantes de Laurier-Cerise.

En résumé, la répartition de la substance sèche, dans le limbe des feuilles, varie très nettement suivant les régions considérées ; le sens de ces variations diffère non seulement avec l'espèce végétale observée, mais encore, dans la même espèce, avec les conditions de végétation et d'âge de la plante.

Dans la méthode des demi-feuilles comme dans la méthode mixte, on admet implicitement que le demi-limbe droit est identique au demi-limbe gauche. Il importe d'effectuer quelques essais de vérification dans ce sens.

**Comparaison du poids sec des rondelles découpées dans les deux moitiés du limbe de la même feuille symétriquement par rapport à la nervure médiane.**

**1<sup>o</sup> FEUILLES DE CATALPA.**

Demi-limbe

FEUILLES N°	DROIT P. SEC	GAUCHE P. SEC	DIFFÉRENCES
1.....	753	690	63
2.....	693	695	2
3.....	640	582	58
4.....	524	550	26
5.....	550	510	31
6.....	418	430	12
7.....	528	496	68

Parmi les rondelles du limbe droit des feuilles 1 et 7, quelques-unes intéressent les nervures moyennes.

Les rondelles découpées symétriquement, dans les parties droite et gauche du limbe, peuvent présenter des variations de l'ordre de 10 %, et atteindre une valeur plus élevée lorsque les sections intéressent les nervures moyennes.

L'influence de ces dernières ressort nettement de l'expérience suivante correspondant à des prélèvements effectués sur le même demi-limbe. Les rondelles sont prélevées deux à deux, l'une sur les nervures moyennes, l'autre dans le voisinage immédiat, en dehors de ces nervures.

*n* rondelles intéressant les nervures moyennes..... 396 mgr.  
*n* rondelles prélevées en dehors des nervures moyennes.... 274 mgr.

Dans ce cas extrême, les surfaces égales ne sont plus comparables ; c'est pourquoi d'ailleurs THODAY recommande de ne pas utiliser les feuilles à nervures saillantes. A ce point de vue, le Catalpa constitue un matériel défectueux à moins de limiter les prélèvements aux régions marginales.

*Rondelles découpées sur les bords du limbe entre les nervures moyennes et symétriquement par rapport à la nervure médiane.*

FEUILLES	RONDELLES	DEMI-LIMBE	
		DROIT	GAUCHE
1.....	10	400	396
2.....	"	355	375
3.....	"	427	406
4.....	"	255	255

On amortit donc ainsi les différences de poids entre les demi-limbres droit et gauche sans les supprimer complètement. On devra donc se limiter pour ces feuilles à la considération des rondelles marginales et déterminer au préalable les limites de variation du terme de comparaison.

Une autre constatation s'impose. Si on compare les chiffres du tableau précédent non plus dans le sens horizontal, mais dans le sens vertical, on est amené, en comparant des surfaces égales, prélevées de la même façon, sur des feuilles différentes, à commettre des erreurs bien plus grandes.

Il résulte des faits précédents que les deux moitiés de feuilles de Catalpa, à surfaces égales, ne présentent pas exactement le même poids sec. Cette dissymétrie dans la répartition de la masse de la substance sèche de la feuille est-il un phénomène d'ordre général ?

## 2<sup>e</sup> FEUILLES DE LAURIER-CERISE.

Ces feuilles présentent les caractéristiques suivantes : feuilles entières, plus ou moins dissymétriques, à nervation pennée.

Contrairement aux feuilles de Catalpa, les nervures, à l'exception de la médiane, sont noyées dans l'épaisseur du limbe qui présente l'aspect d'une lame parfaitement plane.

10 rondelles de 2 cm. de diamètre pèsent :

	1/2 LIMBE DROIT	1/2 LIMBE GAUCHE	DIFFÉRENCES
Feuilles n° 1...	259	261	2
— 2...	340	355	15
— 3...	287	297	10
— 4...	340	350	10
— 5...	352	376	14
	<hr/> 1578	<hr/> 1639	

Le demi-limbe droit, sauf pour le n° 1, présentait une surface plus réduite que le demi-limbe gauche ; on peut se demander si les différences constatées ne disparaissent pas en même temps que l'asymétrie de la feuille.

Feuilles symétriques 1	360	358	2
— 2	410	432	22
— 3	338	356	18
— 4	358	360	2
— 5	326	334	8

Les feuilles symétriques présentent, à surfaces égales, des différences de poids sec du même ordre de grandeur que les feuilles non symétriques.

C'est ainsi qu'on obtient, pour la dernière série de feuilles, une différence de 40 mgr. pour une surface de  $50 \times 3,14 = 157 \text{ cm}^2$  c'est-à-dire pour 1 dm<sup>2</sup> 5 environ de surface foliaire.

Ces différences devront être prises en considération dans l'interprétation des résultats relatifs aux variations de substance sèche et des glucides ; mais dans le cas de substances telles que l'N et les substances minérales, dont les proportions respectives oscillent autour de 5 % du poids de la substance sèche, ces variations doivent rentrer dans les limites des erreurs d'expérience.

Mais il est bon de s'en assurer.

Si on compare maintenant le poids de 10 rondelles non plus dans les mêmes feuilles, mais dans des feuilles différentes, on constate, pour des surfaces égales, des variations de poids autrement importantes qui peuvent atteindre de 100 mgr. à 250 mgr. pour 1 dm<sup>2</sup> 5. Ici encore, la méthode mixte permet d'obtenir un degré de précision plus satisfaisant.

Cependant ces différences peuvent s'amortir dans les récoltes intéressant un grand nombre de feuilles comme en témoigne l'expérience suivante :

*Rondelles de 2 cm. de diamètre découpées symétriquement dans le limbe.*

	N. A DROITE POIDS SEC	N. A GAUCHE POIDS SEC
10 feuilles vertes de Laurier-cerise récoltées le 1 <sup>er</sup> octobre.	1.680 mgr.	1.684 mgr.

Il suffit de prendre 10 feuilles pour obtenir, dans ce cas, des surfaces de même poids sec. Par une heureuse coïncidence, il y a eu compensation ; mais une bonne constante de comparaison ne saurait être laissée à la merci du hasard.

On répète l'expérience précédente sur des feuilles de Châtaignier.

### 3<sup>e</sup> FEUILLES DE CHATAIGNIER.

Ce sont des feuilles simples, à nervation pennée, où l'asymétrie de surface est exceptionnelle ; la distribution irrégulière des nervures est fréquente. On choisit 20 feuilles de Châtaignier appartenant à la même branche ; sur chacune d'elles on découpe symétriquement, à droite et à gauche de la nervure médiane, le même nombre de rondelles. On répète la même opération sur les 20 feuilles ; on obtient ainsi deux lots de rondelles correspondant aux demi-limbes droit et gauche.

*Poids sec des rondelles prélevées dans le :*

	DEMI-LIMBE DROIT	DEMI-LIMBE GAUCHE
20 feuilles de Châtaignier ...	1 gr. 297	1 gr. 406

La répartition de la substance sèche, dans les moitiés droite et gauche des feuilles de Châtaignier, n'est pas identique. Contrairement à l'expérience précédente, les différences de poids ne sont pas amorties dans une récolte de vingt feuilles où l'erreur peut atteindre 7 %.

Cependant les différences individuelles ne sont pas plus accusées dans le Châtaignier que dans les autres espèces comme en témoigne la première partie du tableau qui suit : ce dernier se rapporte aux poids des rondelles découpées dans des feuilles séparées de Châtaignier, d'Erable sycomore, des folioles de Marronnier.

Dix rondelles de 2 cm. de diamètre sont découpées dans les feuilles symétriquement par rapport à la nervure médiane :

I FEUILLES DE CHATAIGNIER	DEMI-LIMBE		DIFFÉRENCE	%
	DROIT	GAUCHE		
1.....	119	123	4	
2.....	114	111	3	
3.....	115	125	10	8,3 %
4.....	107	111	4	
Total.....	455	470	15	

II FEUILLES DE MARRONNIER	DEMI-LIMBE	DIFFÉRENCE	%
1.....	83	88	5
2.....	88	86	2
3.....	81	80	1
Total.....	252	254	2

III FEUILLES D'ÉRABLE	DEMI-LIMBE	DIFFÉRENCE	%
1.....	83	85	2
2.....	77	77	0
3.....	90	91	1
Total.....	250	253	3

En comparant les surfaces égales prélevées dans les demi-limbes correspondants, les erreurs de poids sec peuvent atteindre respectivement :

8 % dans le Châtaignier, 6 % dans le Marronnier, 2,3 % dans l'Erable. Cette dernière espèce constitue donc, à ce point de vue, un matériel de choix. Il suffit de considérer les poids secs de surfaces égales, dans les différentes feuilles de la même espèce, pour pouvoir affirmer que, sauf dans quelques cas tout à fait exceptionnels, les erreurs commises seront d'un ordre de grandeur plus élevé.

Les dosages d'azote effectués sur l'ensemble des demi-limbes droit et gauche de chaque espèce accusent une teneur en azote identique.

Il résulte des considérations précédentes que la méthode mixte, en dehors de la période de cicatrisation qui reste à déterminer, donne des résultats plus précis que celle qui consiste à opérer sur un grand nombre de feuilles.

Il convient d'examiner si cette technique est d'une application

générale et, dans le cas contraire, de préciser dans quelles circonstances elle peut être en défaut.

Elle repose en effet sur un postulat de base qui peut s'énoncer ainsi : pendant toute la durée de l'expérience, la surface des limbes reste constante. Or non seulement la preuve de ce fait n'a pas été apportée pour des expériences de longue durée s'étendant sur des semaines et même plusieurs mois, mais on a vu plus haut que le limbe des feuilles subit des variations journalières de surface en relation avec l'état hygrométrique de l'air. Si les auteurs s'accordent à reconnaître le fait, dès qu'il s'agit de préciser l'importance de ces variations de surface, les opinions sont très partagées :

5 % d'après THODAY pour les feuilles de *Catalpa* ; 3 % pour Miss GOUWENTACK dans les feuilles d'*Helianthus* ; KEULEMANS considère l'influence de l'état hygrométrique comme négligeable.

En dehors de ces variations journalières dont l'influence peut être supprimée pour les expériences de longue durée en effectuant les récoltes aux mêmes heures de la journée, et dans les mêmes conditions, il y a lieu de se demander si, dans la feuille adulte, la surface du limbe reste bien toujours identique à elle-même. Négliger cette précaution serait s'exposer à de graves erreurs dans l'interprétation des résultats obtenus au moyen du prélèvement de rondelles de surfaces égales.

C'est ce qui ressort nettement des expériences suivantes.

#### Variation de surface du limbe dans le cours de l'expérience.

On cueille dix feuilles de *Catalpa* ; le limbe est divisé en deux parties parallèlement à la nervure médiane. Le demi-limbe portant cette dernière est placé au-dessus d'un récipient renfermant 500 cc. d'eau ordinaire, le pétiole immergé dans l'eau. Sur l'autre moitié, on prélève  $n$  rondelles de 3 cm. de diamètre. Les demi-feuilles et les rondelles témoins correspondantes sont numérotées de 1 à 10. Cinq demi-feuilles sont placées à l'obscurité, les cinq autres restent exposées à la lumière. Chaque jour, à la même heure, on récolte une demi-feuille du premier lot et on prélève à l'emporte-pièce autant de rondelles et de la même façon que dans la demi-feuille témoin ; on dessèche et on pèse. On répète la même opération pour le deuxième lot.

Demi-feuilles de Catalpa portant la nervure médiane :

1<sup>e</sup> Exposées à la lumière le 12 septembre à 17 h.

	TÉMOIN	RÉCOLTÉ	DIFFÉRENCE
	P. SEC	P. SEC	
13 septembre .....	445	431	— 14
14 septembre .....	441	488	47
15 septembre .....	550	613	63
16 septembre .....	625	613	— 12
17 septembre .....	484	465	— 19

2<sup>e</sup> Exposées à l'obscurité.

13 septembre .....	740	703	— 37
14 septembre .....	557	647	90
15 septembre .....	833	840	7
16 septembre .....	456	413	— 43
17 septembre .....	884	912	28

Une deuxième expérience répétée dans les mêmes conditions a donné les résultats suivants :

Demi-feuilles de Catalpa portant la nervure médiane :

1<sup>e</sup> Exposées à la lumière le 20 septembre

1 /2 feuilles récoltées le :	TÉMOIN		RÉCOLTÉ		DIFFÉRENCE
	P. SEC	N	P. SEC	N	
21 septembre.....	984	"	1.047	"	63
22 septembre.....	1.107	25,7	1.093	27,1	14
23 septembre.....	721	17	803	19	82
24 septembre.....	1.647	54	1.700	56	53
25 septembre, début de dessication .....	1.070	25	1.250	27	180

2<sup>e</sup> Exposées à l'obscurité :

21 septembre.....	1.030	"	1.108	"	78
22 septembre.....	823	"	983	"	160
23 septembre.....	716	"	736	"	20
24 septembre.....	842	"	837	"	—
25 septembre.....	763	"	810	"	53

Les feuilles séparées de l'arbre et exposées à la lumière subiraient une augmentation de poids qui atteint son maximum au bout du 3<sup>e</sup> jour. On peut admettre que, dans ces conditions, l'assimilation

l'emporte sur la respiration, l'augmentation de poids observée le troisième jour serait surtout le résultat de l'accumulation des sucres dans le limbe, la migration des glucides étant supprimée. Or les feuilles placées dans l'obscurité se comportent de la même façon, avec cette différence toutefois, que l'augmentation de poids est plus rapide et plus nette ; elle se produit en effet le deuxième jour avec une accumulation de substance deux fois plus grande. L'assimilation est donc hors de cause. S'il se produit réellement une accumulation de substance dans les feuilles détachées, elle ne peut provenir que des sels en dissolution dans l'eau. Or celle-ci renferme 300 mgr. de sels par litre. La surface foliaire considérée aurait dû évaporer 500 cc. d'eau c'est-à-dire la totalité du liquide correspondant à chaque feuille. Or on retrouve 450 cc. d'eau renfermant 130 gr. de sels.

L'augmentation de poids est donc produite par une autre cause. Or lorsqu'on compare les feuilles séparées du rameau avec les feuilles normales, on remarque que les premières perdent rapidement leur turgescence. Les feuilles dans l'obscurité se fanent plus vite qu'à la lumière, vraisemblablement par suite de la consommation plus rapide des glucides simples. Il en résulte un rétrécissement d'autant plus accusé du limbe que la turgescence est plus faible. Pour mesurer la diminution de surface du limbe dans ces conditions, j'ai cueilli cinq feuilles de Catalpa et, en appuyant légèrement sur le limbe l'emporte-pièce imprégné d'encre grasse, j'ai imprimé sur les feuilles des circonférences de 30 mm. et de 50 mm. de diamètre. Les feuilles *intactes* ainsi préparées ont été mises à l'obscurité, le pétiole maintenu dans l'eau au moyen d'un épais tampon d'ouate ; au bout du deuxième jour d'expérience correspondant au maximum de l'augmentation de poids, les feuilles n'étaient pas encore fanées ; on a découpé à l'emporte-pièce les surfaces ainsi délimitées. Voici les résultats obtenus :

## RONDELLES

DIAMÈTRE le 1 <sup>er</sup> octobre	DIAMÈTRE le 3 octobre	Rétrécissement
30 mm.	29 mm.	7 %
50 mm.	48 mm.	7,8 %

En réalité, les rondelles finales diffèrent des rondelles initiales,

de l'anneau de tissu compris entre deux circonférences concéntriques ayant respectivement :

30 mm. et 29 mm. de diamètre.  
50 mm. et 48 mm. de diamètre.

d'où l'augmentation de poids malgré la perte de substance éprouvée par la feuille en inanition. Dans la suite, cette dernière l'emporte sur l'effet du rétrécissement et, dans les feuilles fanées, la diminution de poids constatée est la conséquence de la consommation des glucides.

Une deuxième expérience répétée dans les mêmes conditions a donné des écarts du même ordre de grandeur dans le même temps. Ces dernières expériences sont effectuées sur des feuilles détachées, mais intactes.

Il résulte de ces faits que la méthode des surfaces égales prélevées à l'emporte-pièce peut devenir inapplicable dans certains cas, à moins de délimiter au préalable des surfaces égales suivant les indications de THÓDAY. Il est plus simple, dans ces conditions, d'utiliser la méthode des demi-feuilles.

*Feuilles des arbres indigènes.* — On sait que la feuille, à mesure qu'elle vieillit, subit une dessiccation progressive, mais lente. Il y a lieu de se demander si la surface du limbe ne subit pas un rétrécissement en rapport avec cet appauvrissement en eau, surtout à la fin de la végétation. A cet effet, on appuie légèrement l'emporte-pièce enduit d'encre grasse sur l'épiderme inférieur d'un certain nombre de feuilles vertes de Laurier-Cerise, de Châtaignier, de Marronnier, au début de septembre.

Lorsque les feuilles sont entièrement jaunes, on mesure le diamètre des empreintes : je n'ai jamais constaté de différence appréciable, à ce point de vue, entre les feuilles vertes et jaunes. Il est possible qu'avec des surfaces plus étendues et des mesures plus précises, de faibles variations puissent être observées ; mais leur ordre de grandeur est tel qu'il ne peut influencer les résultats. Il n'en est plus de même pour les feuilles brunes. J'ai constaté en passant des feuilles jaunes aux feuilles brunes de Marronnier et de Châtaignier adhérentes au rameau, pour des rondelles de 2 cm. de diamètre, un rétrécissement égal à l'épaisseur du trait donc au moins

égal à 0 mm. 5 et correspondant à une diminution de surface de 5 % environ. Il y a donc lieu de tenir compte de ce fait dans les conclusions relatives aux variations de substances obtenues par la méthode de STAHL sur les feuilles jaunes et brunes. C'est certainement à cette cause qu'il convient de rapporter l'augmentation d'azote constatée par certains auteurs dans la dernière récolte de feuilles *brunes desséchées* de Hêtre et de Châtaignier ; le même fait a été constaté dans les feuilles de Catalpa exposées à l'obscurité.

Mais il faut bien reconnaître que cette cause ne suffit pas à expliquer les variations du simple au double signalées par COMBES (1) et par ECHEVIN (2) dans les feuilles brunes de Hêtre.

### CONCLUSIONS

Il résulte de cet exposé que :

1<sup>o</sup> Le poids sec de l'unité de surface du limbe varie régulièrement de la base au sommet ; le sens de ces variations diffère suivant l'espèce végétale considérée.

Ces variations doivent être attribuées : d'une part, aux différences d'épaisseur présentées par le limbe d'une même feuille ; d'autre part, à l'hétérogénéité des éléments cellulaires constitutifs des différentes parties de la surface du limbe, différences confirmées par l'observation microscopique et par l'analyse chimique.

Pour être comparables, les surfaces égales devront toujours être prélevées dans la même région de la feuille et dans l'intervalle des grosses nervures.

2<sup>o</sup> Les surfaces égales découpées dans le limbe symétriquement par rapport à la nervure médiane ne présentent pas en général le même poids sec ; l'erreur peut atteindre dans les espèces étudiées : 10 % du poids de la substance sèche dans certaines feuilles de Catalpa, 8 % dans les feuilles de Châtaignier, 6 % dans les feuilles de Marronnier, 5 % dans les feuilles de Laurier-Cerise, 2 % dans les feuilles d'Erable. Ces variations doivent être attribuées aux diffé-

(1) COMBES (R.) — Migration des substances azotées pendant le jaunissement des feuilles des arbres. *Bull. Soc. Bot.* t. 71, p. 43, 1921.

(2) ECHEVIN (R.). — L'Azote, le Phosphore et le Soufre chez les plantes ligneuses à feuilles caduques, p. 53. Thèse. Paris, 1931.

rences d'épaisseur présentées par le limbe d'une même feuille, différences qui sont confirmées par l'observation microscopique.

3<sup>o</sup> Ces variations de poids de l'unité de surface sont encore plus accusées en passant d'une feuille à une autre de la même espèce appartenant au même plant. Quoique ces différences puissent être amorties en prélevant les rondelles sur un grand nombre de feuilles, la méthode mixte présente, à ce point de vue, un avantage évident.

4<sup>o</sup> Ces différences de poids des surfaces égales prélevées sur le même territoire du limbe limitent, pour chaque espèce de feuille, l'ordre de grandeur des variations de la substance sèche dont on peut faire état dans les recherches de cette nature. Cette restriction n'a été jusqu'ici que trop rarement observée dans les conclusions des travaux relatifs aux mouvements de substance dans les feuilles.

5<sup>o</sup> Les variations du milieu dans lequel la feuille adulte se trouve placée : état hygrométrique, éclairement, ont leur répercussion sur la surface du limbe. L'amplitude de ces variations est fonction de la structure de la feuille. Tandis que les feuilles de Catalpa, à cuticule réduite, peuvent présenter, dans des expériences de courte durée, des rétrécissements de surface de l'ordre de 8 %, les feuilles vertes et jaunes des arbres indigènes, à cuticule normale (Châtaignier, Marronnier, Laurier-Cerise), ne subissent, dans les mêmes conditions, qu'une réduction de surface insignifiante. Il en est de même d'ailleurs dans le passage de ces mêmes feuilles du vert au jaune ; mais à la mort de la feuille qui apparaît avec la teinte brune, il se produit un rétrécissement du limbe qui peut atteindre 5 %. Dans ces conditions, la considération de surfaces égales délimitées au préalable permet d'éviter ces causes d'erreur et, à ce point de vue, la méthode des demi-feuilles présente une réelle supériorité sur celle de STAHL.

---

LA GALLE  
DE *PERRISIA CARPINI* (F. LOEW)  
SUR *CARPINUS BETULUS* (L.)  
par M. C. CHRISTMANN

---

La Galle de *Perrisia Carpini* (F. Læw) fut signalée en 1874 par Lœw [3 a] et décrite par Ross [4 a] en 1910. Mais les observations de ce dernier auteur ne portèrent que sur des stades relativement avancés de sorte qu'elles ne purent expliquer le mode de formation de la Cécidie. En 1932 [4 c] Ross écrivait encore : « Ueber die Eiablage bzw. die Art und weise wie die Larven in das Innere der pflanzlichen Gewebe gelangen, ist nichts bekannt » (1).

**MORPHOLOGIE D'ENSEMBLE**

La Galle que détermine la larve de *Perrisia Carpini* sur les feuilles du Charme consiste en un renflement des nervures (fig. 1). La nervure médiane est le plus souvent attaquée, plus rarement les nervures secondaires. Les points d'attaque, visibles à la loupe, se trouvent sur la face inférieure des nervures et toujours latéralement. Ils rappellent la forme d'une cicatrice.

*Galle latérale et Galle de coin*

1<sup>o</sup> Si la jeune larve s'installe sur une nervure médiane, à une certaine distance du point où prend naissance une nervure secondaire, la Cécidie aura la forme d'un fuseau plus ou moins allongé et se trou-

(1) Consulter la bibliographie à la fin de ce travail.

vant sur le côté attaqué. La Galle a une position latérale par rapport à la nervure : on l'appellera donc une *Galle latérale* (fig. 1 A, *l*).

2<sup>o</sup> Si la jeune larve s'installe dans le sommet de l'angle formé par une nervure secondaire et une nervure médiane, elle détermine une hypertrophie des deux nervures à la fois. La Cécidie aura

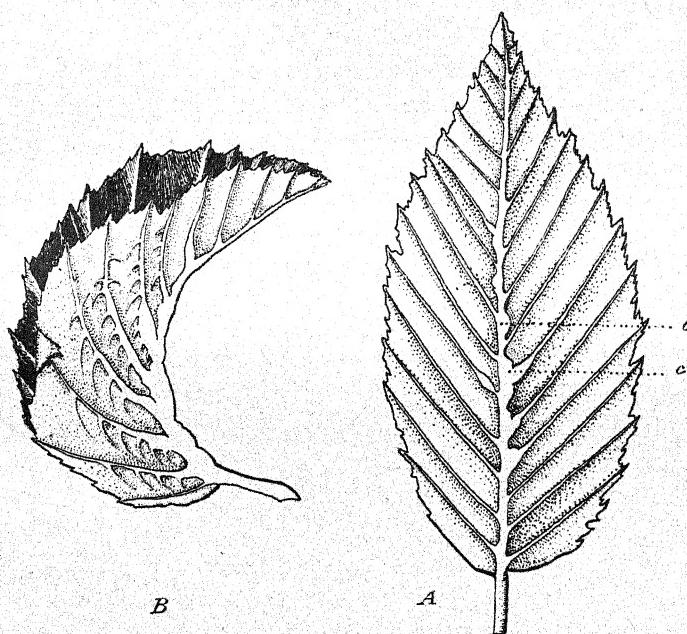


Fig. 1. — Galle de *Perrisia Carpini* sur les feuilles de *Carpinus Betulus*.  
A. Feuille non déformée. *l*, Galle latérale ; *c*, Galle de coin ; B. Feuille déformée.  
Grandeur naturelle.

la forme d'un fuseau étranglé en son milieu et dont les deux moitiés ne sont plus dans le même axe : c'est une *Galle de coin* (fig. 1 A, *c*).

Si les Galles sont très nombreuses sur une même feuille, elles se touchent les unes les autres. Elles font alors de la nervure médiane un boudin considérablement hypertrophié, à surface irrégulière, et où l'on chercherait en vain à discerner la forme élémentaire et le nombre des Galles (fig. 1 B).

*Influence du nombre des Galles sur la forme de la feuille*

1<sup>o</sup> Si les Galles sont peu nombreuses, la feuille reste étalée dans un plan (fig. 1 A).

2<sup>o</sup> Si les Galles sont abondantes, la feuille peut subir les déformations suivantes (fig. 1 B) :

a) courbure de la nervure principale vers le bas, donnant à la feuille une forme en arc de cercle.

b) repliement des deux moitiés du limbe vers le haut, autour de la nervure médiane faisant office de charnière.

Très souvent ces deux déformations existent ensemble.

## DÉVELOPPEMENT DE LA GALLE

### I. Œufs. Eclosion et migration des larves.

Les œufs apparaissent dans les premiers jours de mai. À cette époque, les feuilles des Charmes sont toutes jeunes encore ; elles sont plissées ; les nervures latérales sont appliquées les unes contre les autres et allongées presque parallèlement à la nervure médiane. Il résulte de ces dispositions que les longs poils blancs développés sur la face inférieure des nervures sont eux aussi très rapprochés et constituent un vrai feutrage. C'est sur ce feutrage que sont déposés les œufs, généralement par petits groupes. Les œufs ont 0,27 mm. de long sur 0,10 mm. de large ; ils sont cylindriques et de couleur brun-jaunâtre.

Après éclosion des œufs, on ne voit bientôt plus que les coques abandonnées ; les larves ont disparu. En écartant alors les plis des nervures latérales, on retrouve les petites larves, soit engagées dans le fond des plis, soit déjà installées près d'une nervure.

En somme, la jeune larve doit chercher elle-même l'endroit où elle est susceptible d'engendrer une Galle. Elle se comporte, en ce sens, comme d'autres larves de Cécidomyïdes, telles que *Mikiola Fagi* Hart. étudiée par BUSGEN, *Oligotrophus Capreae* Winn. signalée par FOCKEU, etc...

Les larves se répartissent le long des nervures, soit isolément, soit plus rarement par deux.

## II. Formation de la cavité larvaire.

### 1<sup>er</sup> stade : Cavité larvaire ouverte

En examinant, avec une loupe binoculaire, des feuilles de Charme au début du mois de mai, on peut voir, le long des nervures, de petites larves globuleuses recouvertes plus ou moins par un bourrelet circulaire de tissu. Après avoir enlevé la larve, on aperçoit une

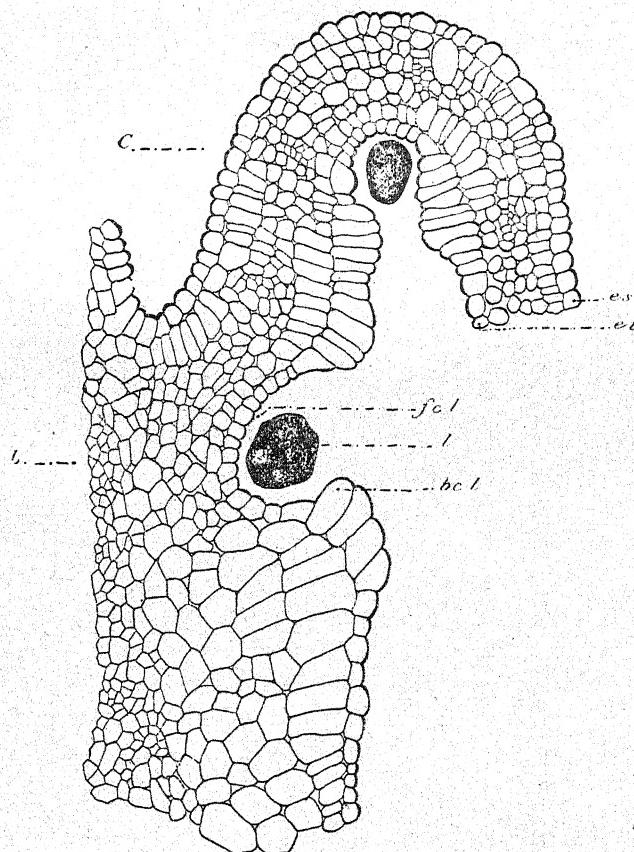


Fig. 2. — Coupe transversale d'une partie de la nervure médiane et du limbe de la feuille de *Carpinus Betulus*. — Cavités larvaires ouvertes.

C. Galle de coin ; L, Galle latérale ; bel, bord de la cavité larvaire ; fcl, fond de la cavité larvaire ; l, larve ; es, épiderme supérieur ; ei, épiderme inférieur.  
Gr. 150.

petite cavité dont le fond est tapissé de cellules brillantes. Donc dès que la larve s'est trouvée au contact d'une nervure, elle a déterminé la formation d'une cuvette dans laquelle elle repose.

Sur une coupe transversale de la nervure (fig. 2) on voit que la cavité larvaire a pris naissance de la façon suivante : les cellules qui entourent la zone de contact entre la larve et la feuille se sont allongées et ont formé ainsi une cuvette circulaire dont elles représentent les bords (*b c l*).

Dans la Galle de coin (C), l'épiderme presque seul a subi cet allongement ; mais dans la Galle latérale (L), qui est plus avancée, le mouvement a déjà été suivi nettement par la couche de cellules sous-épidermiques et légèrement par une couche plus profonde.

A l'endroit même où se trouve la larve, c'est-à-dire au fond de la cavité (*f c l*), les cellules épidermiques gardent leur grandeur naturelle ; mais, dès ce moment, on remarque leur enrichissement en protoplasme.

#### *2<sup>e</sup> stade : Cavité larvaire fermée*

Bientôt les bords de la cuvette se rapprochent de tous les côtés et la cavité larvaire se ferme (fig. 3). Les cellules du bord de la cuvette (*b c l*) s'allongent considérablement et subissent quelquefois des cloisonnements transversaux ; ces cloisons de néoformation sont toujours très fines et permettent de reconnaître facilement le contour de la cellule primitive. L'ensemble de ces cellules constitue deux lèvres qui font fortement saillie sur le côté de la nervure et qui se recouvrent l'une l'autre.

La cavité larvaire ne se ferme pas complètement ; il subsiste toujours un petit canal qui met l'intérieur en relation avec l'extérieur. Ce canal est visible extérieurement ; il a l'aspect d'une cicatrice.

Enfin, signalons que, vis-à-vis de la cavité larvaire, s'établit souvent une hypertrophie locale : l'épiderme supérieur et la couche sous-épidermique sont, sur une certaine longueur, composés de cellules très allongées (*c a*).

*Tissu nourricier (t n).* — Les cellules qui forment le fond de la cavité larvaire ont subi un arrêt de croissance très net ; par contre leur protoplasme est devenu très dense et le noyau très apparent. On peut admettre, comme on le fait pour les tissus analogues de beaucoup d'autres Galles, que ce tissu, dont nous avons remarqué l'évolu-

tion dès les premiers stades, est destiné à nourrir le parasite. Beaucoup d'auteurs, tels que HOUARD, Ross parlent ainsi de « tissu nourricier » ou « Nährgewebe ».

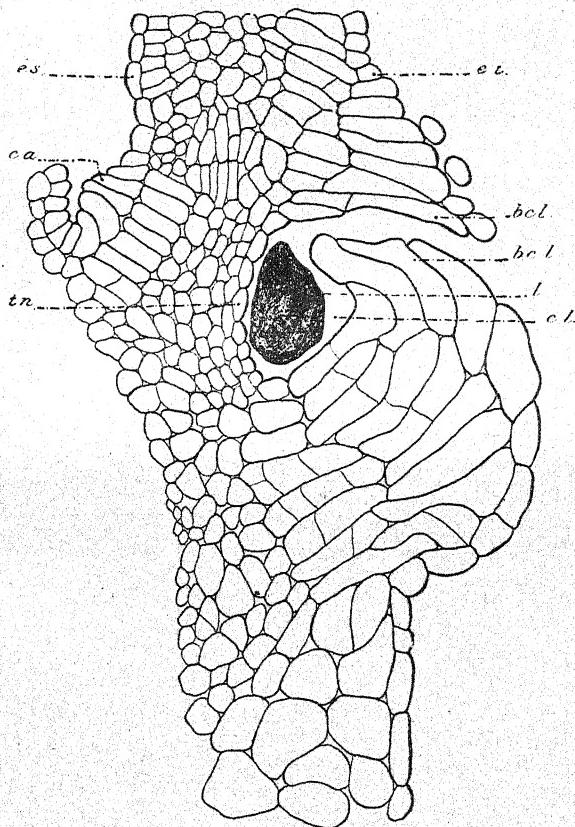


Fig. 3. — Cavité larvaire fermée.  
 cl, cavité larvaire ; bel, bord de la cavité larvaire ; l, larve ; tn, tissu nourricier ;  
 es, épiderme supérieur ; ei, épiderme inférieur. Gr. 150.

En somme, dans la formation de la Cécidie, c'est la feuille elle-même qui, sous l'influence de la larve, enveloppe et s'inocule le parasite. C'est une Galle par enveloppement ou « *Umwallungsgalle* ».

Ce mode de formation de la Galle est commun à beaucoup de Cécidomyides ; ainsi *Mayetiola annulipes* (H) selon FOCKEY et *Hammandia cristata* (Kieff.) d'après Lœw se forment de la même manière.

### III. Hypertrophie des tissus parenchymateux.

Aux premiers stades de son développement, la Galle n'est pas visible à l'œil nu. Vers le 15 mai, elle commence à apparaître sous forme de renflements faibles de la nervure, renflements qui sont la conséquence de l'action hypertrophiante du parasite sur les tissus parenchymateux situés dans son voisinage. De plus, vers la même époque, les feuilles montrent déjà les déformations (courbure et repliement) indiquées plus haut.

#### A. Hypertrophie des tissus.

A partir de la cavité larvaire, l'hypertrophie s'étend en deux directions : dans la nervure et dans le limbe.

1<sup>o</sup> *Hypertrophie de la nervure* (fig. 4). — Le parenchyme (*p*) de la région hypertrophiée est constitué par des cellules plus grandes, moins régulières qu'à l'état normal. Le collenchyme (*c*) est moins différencié, les épaississements restent faibles. Ce manque de différenciation des tissus est un fait d'ordre général dans les Galles.

L'épiderme est, dans les cas normaux, composé de cellules très allongées ( $70 \mu$ ), étroites et régulières. Dans les régions hypertrophiées, il est au contraire formé de cellules irrégulières et beaucoup plus courtes ( $50 \mu$ ).

2<sup>o</sup> *Hypertrophie du limbe* (fig. 4). — Les cellules du tissu palissadique (*t p*) sont plus longues que dans les parties normales et d'autant plus qu'elles sont plus proches de la cavité larvaire. Elles sont souvent recloisonnées transversalement. Le tissu lacuneux perd complètement sa structure ; les lacunes disparaissent, les cellules se serrent les unes contre les autres. Il se constitue une couche inférieure (*c i*) dont les longues cellules rappellent celles du tissu en palissade.

#### B. Causes des déformations de la feuille (Fig. 1).

1<sup>o</sup> La courbure de la nervure médiane vers le bas est l'effet de la modification de structure des cellules parenchymateuses : celles de la moitié inférieure de la nervure sont plus courtes ( $50$  à  $60 \mu$ ) que celles de la moitié supérieure ( $70 \mu$ ) bien que leur nombre ne soit pas modifié.

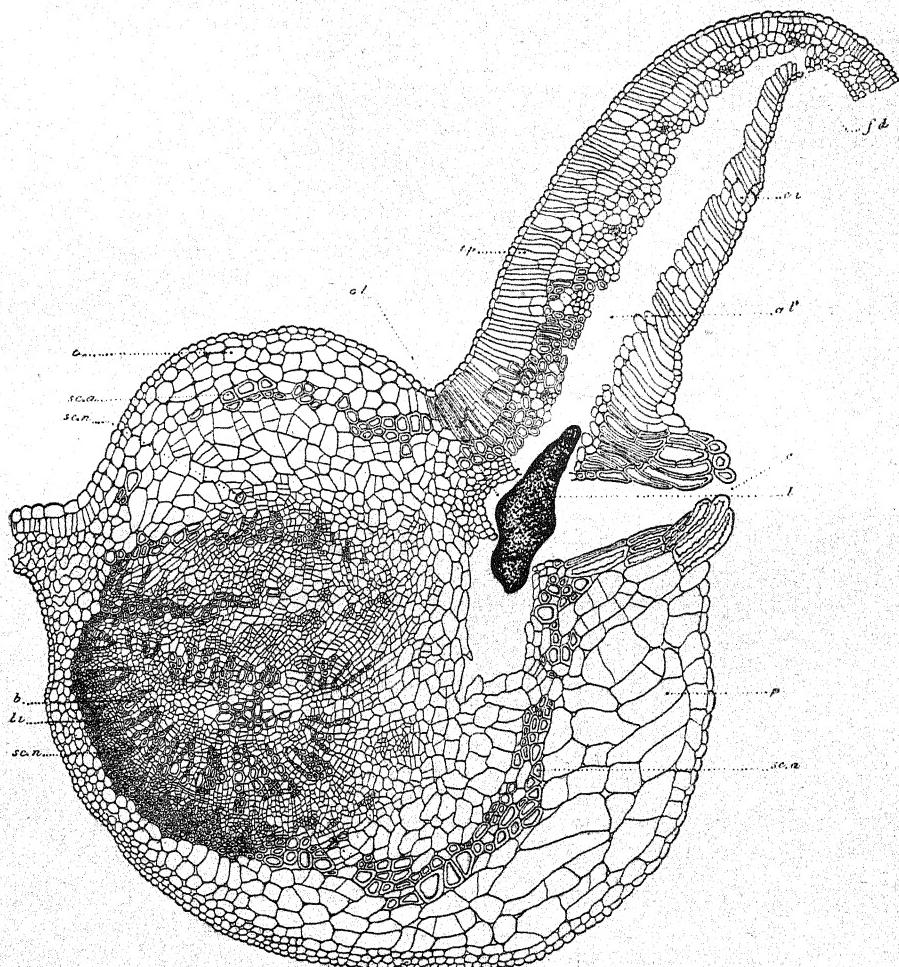


Fig. 4. —

b, bois ; c, collenchyme ; ci, couche inférieure du parenchymate foliaire ; cl, cavité larvaire primaire ; cl', cavité larvaire secondaire ; e, orifice d'entrée de la larve ; fd, fente de déhiscence ; l, larve ; li, liber ; p, parenchymate ; sc n, sclérenchyme normal ; sc a, sclérenchyme anormal ; tp, tissu palissadique.  
Gr. 50.

2<sup>o</sup> Le reploieement des deux moitiés du limbe vers le haut est dû à l'hypertrophie considérable et surtout au développement en largeur de la partie inférieure de la nervure par rapport à la région supérieure.

#### IV. Evolution des tissus conducteurs et mécaniques.

Pendant que l'action du cécidozoaire continue à se manifester sur les tissus superficiels parenchymateux, elle commence à se faire sentir, vers le début de juin, également sur les tissus situés plus pro-

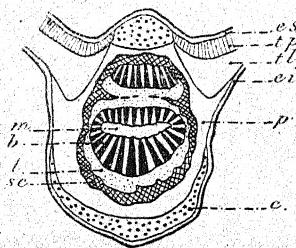


Fig. 5. — Nervure médiane normale.

b, bois ; c collenchyme ; es, épiderme supérieur ; ei, épiderme inférieur ; l, liber ; m, moelle ; p, parenchyme ; sc, sclérenchyme ; tp, tissu palissadique ; tl, tissu lacuneux. Gr. 42.

fondément dans la nervure, c'est-à-dire sur les tissus conducteurs et mécaniques.

##### A. Nervure normale (Fig. 5).

Sous l'épiderme s'étend un parenchyme (*p*) formé de cellules arrondies et régulières, qui est différencié, dans la partie supérieure et dans la partie inférieure de la nervure, en un massif de collenchyme (*c*). Les éléments conducteurs (*b* et *l*) forment deux massifs distincts : un massif principal en anneau et un autre surmontant le premier sous la forme d'une bande rectiligne. Les faisceaux libéro-ligneux sont en outre encerclés par une bande de sclérenchyme (*sc*) qui leur est étroitement appliquée.

##### B. Nervure anormale (Fig. 6 et 4).

1<sup>o</sup> *Modification des tissus conducteurs.* — La nervure anormale montre un abondant développement des rayons médullaires entre les

éléments du bois et ceux du liber, développement qui entraîne la rupture de l'anneau primitif et l'allongement de la bande de tissus conducteurs supérieure. Le bois subit d'ailleurs une réduction notable ; cette réduction des tissus ligneux dans les Galles est un fait d'ordre général.

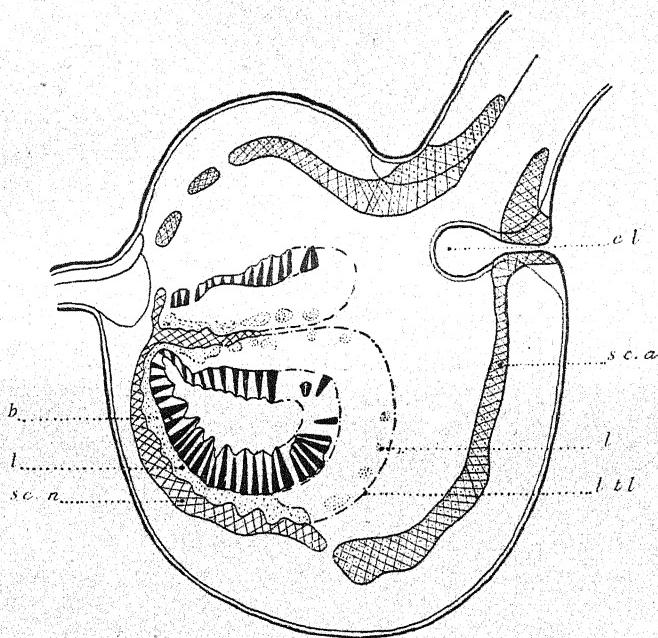


Fig. 6. — Nervure médiane anormale.

*b*, bois ; *cl*, cavité larvaire ; *l*, liber ; *lll*, limite du tissu libérien ; *sc a*, sclérenchyme anormal ; *sc n*, sclérenchyme normal. Gr. 42.

La nervure hypertrophiée présente, en outre, un actif fonctionnement de l'assise génératrice aboutissant à une abondante formation de cellules parenchymateuses intercalées entre le bois et le liber. Ces cellules de néoformation, disposées radialement, repoussent le liber (*l*) loin à l'extérieur (fig. 6, *l tl l*). La production abondante de parenchyme aux dépens du cambium se rencontre dans la plupart des Galles.

2<sup>e</sup> Modification des tissus mécaniques. — L'anneau mécanique normal est faiblement développé ou même inexistant dans les régions

de la nervure ayant subi l'action du parasite. Par contre, il existe, dans ces parties, une sclérisation anormale.

Vers le 20 mai, les longues cellules qui ferment la cavité larvaire commencent déjà à se sclériser. Peu après, la sclérisation apparaît dans le parenchyme situé au-dessus de la cavité larvaire. A ce moment, la nervure saine ne possède pas encore son anneau de sclérenchyme.

Au début de juin, la nervure normale a constitué entièrement son anneau mécanique. Au contraire, dans les nervures attaquées, la sclérisation normale ne s'est développée que dans les régions non hypertrophiées. Mais, à partir de la région des cavités larvaires, la sclérisation anormale s'est étendue dans le limbe où elle forme une bande inférieure et une bande supérieure.

Enfin, ce n'est que plus tard que se forme, dans la nervure, une bande anormale de sclérenchyme (*sc a*), analogue comme aspect général à la bande de sclérenchyme normale (*sc n*), mais située plus extérieurement que celle-ci.

Dans le cas où il y a une Galle de chaque côté de la nervure, l'anneau mécanique normal est presque complètement réduit. Le sclérenchyme anormal entoure alors complètement les éléments conducteurs.

#### V. Dislocation de la cavité larvaire primaire. Formation d'une cavité larvaire secondaire.

Vers la fin de juillet, la cavité larvaire se déchire des deux côtés de sa région médiane ; elle s'élargit ainsi dans le limbe et dans la nervure. L'élargissement est dû à une disjonction des cellules ; car les cellules au contact de la fente ainsi constituée sont intactes et ne sont pas déchirées. La cavité qui alors a pris naissance se creuse de plus en plus profondément dans les tissus : c'est la *cavité larvaire secondaire* (fig. 4 c l').

La cavité larvaire primaire est cependant toujours visible sur des coupes passant par l'axe de cette dernière : elle se montre constituée par un massif de petites cellules dont l'ensemble a la forme d'un ménisque situé vis-à-vis de l'orifice d'entrée (c l).

La larve (*l*), elle aussi, à cette époque est devenue trop grande et

ne trouvant plus une place suffisante dans la cavité primaire, occupe une partie du nouveau logement, une partie de la cavité secondaire.

Jusqu'à présent seule cette cavité larvaire secondaire était connue et décrite. Ross, en particulier [4 a et c], n'ayant pas eu l'occasion de voir de jeunes stades, n'a pu observer la formation de la cavité larvaire primaire. Aussi la figure qu'il a donnée ne représente-t-elle que la cavité larvaire secondaire, c'est ce qui l'a amené à considérer comme tissu nourricier les cellules tapissant le fond de la cavité secondaire, alors qu'un vrai tissu nourricier ne se différencie que dans la cavité primaire. On peut ainsi penser que si Ross n'a pas figuré le reste de cette cavité primaire avec son tissu nourricier, c'est que sa coupe ne passait pas par l'axe de cette cavité larvaire ; aussi ne figure-t-il pas davantage l'orifice d'entrée.

## VI. Déhiscence de la Galle.

Les modifications survenues dans la forme de la cavité larvaire primaire ne sont que les premiers stades de la déhiscence de la Galle.

En effet, vers le 15 septembre, on constate que, en même temps que la cavité s'est creusée dans la nervure, elle s'est étendue dans le limbe jusqu'à la limite des modifications de structure des tissus foliaires ; à cet endroit, la fente atteint l'épiderme inférieur, et, par rupture de ce dernier, se met en communication avec l'extérieur (fig. 4 f d).

Extérieurement le phénomène se traduit par une fente de déhiscence assez longue, à bords frangés, et parallèle à la nervure principale. Dans le cas d'une Galle de coin, la fente de déchirure s'établit entre la nervure secondaire et la nervure principale ; elle est donc oblique par rapport à cette dernière.

Par la fente de déchirure ainsi constituée, la larve sort des tissus foliaires ; elle se rend dans le sol et s'y métamorphose (3 b).

Au moment où la larve va quitter la Galle, elle a les dimensions suivantes : 2 à 3 mm. de long, sur 0,8 à 1 mm. de large. Elle est de couleur blanche-jaunâtre et possède une spatule sternale bilobée portée par une tigelle.

### BIOLOGIE DE LA LARVE

Le fait que les cellules qui forment le fond de la cavité larvaire sont gorgées de protoplasme fait penser que la larve doit se nourrir du contenu de ces cellules. Ross [4 c] admet que la larve se nourrit par « diosmose » et s'appuie sur le fait que ses pièces buccales sont peu développées, que son tube digestif ne contient que du suc, qu'on ne trouve jamais d'excréments dans les cavités larvaires et que les cellules qui bordent la cavité larvaire sont toujours intactes et même brillantes.

Toutes ces remarques sont applicables à *Perrisia Carpini*.

### CONCLUSIONS

Cette étude, en complétant les observations de Ross, montre que la Galle de *Perrisia Carpini* se comporte, dans son ensemble, comme les autres Galles de Cécidomyies et qu'elle offre les caractères suivants :

- Migration larvaire avant l'apparition de la Galle ;
- Formation de la cécidie par enveloppement ;
- Hypertrophie diffuse des tissus foliaires (hypertrophie du parenchyme de la nervure et du limbe ; sclérisation anormale ; modification du bois et du liber).

Mais cette Cécidie présente aussi des particularités :

- Formation d'une cavité larvaire secondaire ;
- Déhiscence par une fente n'ayant pas de rapport avec l'orifice d'entrée.

*En résumé*, les faits nouveaux apportés dans ce travail sont les suivants :

- Ponte sur les feuilles ;
- Migration des jeunes larves ;
- Formation d'une cavité larvaire primaire par enveloppement, pourvue d'un tissu nourricier et demeurant toujours ouverte ;
- Dislocation de la cavité primaire et formation d'une cavité secondaire qui était seule connue jusqu'à présent ;
- Description détaillée de l'hypertrophie étendue et de la modification de structure des tissus foliaires.

Ce travail a été exécuté à l'Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Strasbourg sous la direction de M. MARESQUELLE.

Je dois une reconnaissance particulière à M. HOUARD, directeur de l'Institut, pour les précieux conseils qu'il m'a toujours prodigés.

---

### BIBLIOGRAPHIE

1. HOUARD (C.). — 1909. Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. (Paris, in-8°, p. 188, n° 1045, fig. 207 et 208).
  2. KUESTER (E.). — *a*) 1911. Die Gallen der Pflanzen. (Leipzig).  
*b*) 1925. Pathologische Pflanzenanatomie (Jena, 3. Auflage).
  3. LÆW (F.). — *a*) 1874. Beiträge zur Kenntnis der Gallmücken. (K.k. zool. bot. ges. Wien, t. 24, p. 157).  
*b*) 1874. Neue Beiträge zur Kenntnis der Cecidomyiden. (K.k. zool. bot. ges., Wien, t. 24, p. 322-324).
  4. ROSS (H.). — *a*) 1910. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Biologie deutscher Gallbildungen. (Berlin. Deutsch. bot. ges., p. 234-238, fig. 5 et 6).  
*b*) 1927. Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittelund Nordeuropas. (Jena, 2. Auflage).  
*c*) 1932. Praktikum der Gallenkunde. (Berlin, p. 125-127, fig. 57 et 58).
-

# ÉTUDE PHYTO-SOCIOLOGIQUE DU DÉVOLUY

par M. C. GABRIEL

---

## INTRODUCTION

Avant d'aborder l'exposé de notre travail, qu'il nous soit permis d'exprimer notre reconnaissance à toutes les personnes qui, à des titres divers, ont contribué à faciliter notre tâche.

Et d'abord, nous remercions M. REPITON-PRÉNEUF, Conservateur et M. ARNAUD, Inspecteur des forêts de Gap, dont l'hospitalité dans la maison forestière des Sauvas et les précieux documents ont grandement facilité notre tâche, tandis que les gardes BUTEL et VIRIDE n'ont cessé de nous guider à travers le triage des Sauvas. Merci encore à M. de MANTEYER dont la famille, depuis des siècles, est liée à l'histoire du Gapençais et qui a bien voulu mettre à notre disposition les ressources de son érudition et les documents du département des Hautes-Alpes dont il est Archiviste.

Nos préparateurs MM. RAYBAUD, SIBOURG et PÉLISSIER et notre regretté fils Eugène GABRIEL, furent nos compagnons d'escalade à travers nos randonnées et leur secours nous fut précieux dans la prise de relevés statistiques nombreux, dans la détermination de nos récoltes ; notre aide de laboratoire J. BALMA, inlassablement, prépara et classa nos herbiers.

Grâce au concours de M. Joseph CHARRIER, pharmacien à La Chataigneraie (Vendée) et de Mme M. LUBIN, assistante bryologue de notre laboratoire, nos bryophytes ont pu être déterminés avec soin, et c'est à la compétence de M. le Chanoine CHARBONNEL, curé

de Ruffiac, que nous devons la révision de nos *épervières* et de nos *roses*, espèces dans la connaissance desquelles il est passé maître.

Nous devons maintenant exprimer notre sincère gratitude à M. P. ALLORGE, professeur au Muséum d'Histoire naturelle de Paris et à M. le professeur Marin MOLLIARD, membre de l'Institut, qui ont bien voulu nous conseiller et nous guider dans la mise au point du présent mémoire.

Que MM. les professeurs Marin MOLLIARD, GUILLIERMOND et COMBES, de la Faculté des Sciences de Paris, veuillent bien accepter l'expression de notre reconnaissance pour le grand honneur qu'il nous font en acceptant de juger notre travail, en qualité de Président et de membres de notre Jury de Thèse.

Paris, le 25 avril 1934.

---

## CHAPITRE PREMIER

### LE DÉVOLUY

---

#### Données Géographiques, Géologiques, Phisionomiques.

Le nom de Dévoluy, en dialecte provençal alpin, et Devoulun en dialecte rhodanien, est donné à une région semi-désertique, qui s'étend sur le département des Hautes-Alpes, au nord de Veynes, à l'est de Gap, et occupe exactement l'angle de ce département, limitrophe avec l'Isère, au nord, et la Drôme, à l'est. La tradition prétend que ce mot : *Dévoluy* : exprime l'idée de « Dévastation » ; cependant aucun texte précis ne permet d'établir le sens de ce vocable que Frédéric Mistral, dans son dictionnaire de langue Provençale, fait remonter au vieux Provençal roman « *Devoloï* ».

Aucun autre territoire du midi ne présente dans son nom la racine *Devol* ou *Vol* ; cependant, aux portes mêmes du Dévoluy, au sommet du torrent de Rabioux, se trouve une région de rochers à pic et d'éboulis impraticables que les habitants de Rabioux, de Brunsel et de la Clairette désignent sous le nom de la *Volua*, sans connaître, à ce mot, que le seul sens de sinistre chaos. On peut émettre l'hypothèse que, pourvu du préfixe *de*, ce mot *Volua* ait créé le mot Dévoluy qui signifierait alors, selon la construction provençale, « région tombée à l'état de volua ».

Quoi qu'il en soit, au point de vue administratif, le Dévoluy comprend les territoires des communes de Saint-Etienne-en-Dévoluy, Saint-Disdier-en-Dévoluy, Agnières et la Cluse ; mais les habitants ne s'y méprennent pas et excluent du Dévoluy la partie de la Cluse comprise dans l'angle formé par la crête de Chauvetet Labéoux, et

y annexent la vallée de cette rivière ainsi que les flancs ouest et sud de l'Aurouze, ils lui donnent pour limite au nord les crêtes abruptes du Feraud depuis le col de Rabou jusqu'au pic Roux non compris, puis les crêtes des brèches ou *Grésières* qui vont depuis ce pic jusqu'à la coupure du défilé de la Baume de Saint-Disdier et de là, passant par le bois des Bancs, rejoignent les têtes de Charances et de Laprat, à l'ouest la ligne de crêtes élevées qui par Laprat, Ferrand, Rama et enfin la crête de Chauvet rejoint Labeoux à la Cluse, cette rivière forme jusqu'aux étroits la limite du Dévoluy, de là, cette limite devient incertaine : au sud elle passe pour certains, par les crêtes du mont Aurouze ; pour d'autres elle passe par la Montagne, le lit du Rif, le col de Gaspardon, les Sauvas, le col de Matachare et de là va rejoindre le Pic de Bure. La limite Est est dessinée par les crêtes de la montagne de la Plane depuis le col de Rabou jusqu'à Bure, et les à-pic de l'Aurouze depuis Bure, la dent d'Aurouze, les Casses de Matachar jusqu'au col de ce nom ; si les limites nord, ouest et en partie celle de l'Est sont nettement dessinées par de grands éboulis ou des à-pics impraticables, il n'en est pas de même des limites sud et en partie est, qui traversent des pentes herbeuses ou boisées et séparent le Dévoluy des régions des Sauvas de Montmaur-la-Montagne qui participent de sa vie et de son histoire ainsi que de sa géographie ; aussi avons-nous adopté pour limites : le lit du Rif de Lare depuis Conode jusqu'à Ravioure à l'est, le lit du petit Buech depuis son confluent avec le Rif de Lare jusqu'à Labeoux au sud, et enfin ce même lit jusqu'à la Cluse au sud-ouest.

Au point de vue géologique, le Dévoluy revêt l'allure d'une grande aire synclinale se poursuivant par le pli synclinal de Labéoux qui, traversant la cuvette de Montmaur, s'étend plus loin vers le sud ; plusieurs dômes forment des montagnes accessoires, la plus grande d'entre celles-ci est l'Aurouze qui se poursuit au sud par la voûte anticlinale de Trésaubenc séparée de lui par le pli-faille de Gaspardon.

Cette aire contemporaine des soulèvements alpins est formée par l'étage Sénonien supérieur recouvert au nord seulement par le Nummulitique supérieur qui participe au plissement synclinal, et par d'importantes formations de flysch et de mollasse rouge, parfois passant à la Nagelfluh à galets impressionnés, et qui représente toute

la série tertiaire jusqu'au Pliocène inclus : ces formations tertiaires ayant participé au plissement général.

Sur les flancs du Dévoluy apparaissent les étages antérieurs au Sénonien qui constituent alors des régions de marnes ou de marno-calcaires, dans lesquelles les calcaires à débris ou les calcaires urgoniens francs, et les calcaires tithoniques, forment les barres rocheuses qui surmontent des vallonnements de roches friables noires ou grises. Ces terrains friables ont été soumis à l'érosion et constituent, autour du Dévoluy, des pentes parfois très abruptes, d'autres fois s'arrondissent en coteaux sur lesquels tranche la région sénonienne.

Seules les cassures parcourues par le Rif de Lauzon et la Sigouste montrent, dans cette région, les affleurements crétacés et jurassiques ; mais seulement dans les lits profonds des torrents qui ont pu arracher et charrier la couche épaisse d'éboulis calcaires sénoniens qui recouvrent toute la région, et de dépôts glaciaires qui comblient les cuvettes.

A l'époque glaciaire, le glacier de Durance que rejoignait, par dessus le col Bayard, le glacier du Champsaur a recouvert toute notre région qu'il a envahie par les cols, la glace recouvrant alors les vallées, les modelait jusqu'à une altitude moyenne de 1.800 mètres, en adoucissant les contours, et amorçant l'ouverture des seuils du château-fort au-dessus des étroits de Saint-Etienne, des étroits de la Baume à Saint-Disdier, des étroits de la Cluse, il en a été de même des seuils de la Sigouste et du Lançon dans les cuvettes des Sauvages et de la Montagne qui portent la marque de cette érosion glaciaire. En amont de ces seuils qu'il usait, le glacier remplissait les cuvettes, qu'il comblait de ses boues et de ses débris morainiques (114 et 98 à 102). Les torrents de pied des glaciers en régression et les torrents actuels qui leur ont succédé ont pu facilement creuser leur lit dans ces boues à mesure qu'à travers les seuils ils entaillaient de véritables cañons. Ainsi a été modelé le fond des vallées avec ses plateaux superposés en étages : d'abord au-dessus du Nummulitique de base ou des grès Aquitaniens ou Tongriens, le talus de mollasse rouge surmonté d'un plateau mamelonné au-dessus duquel s'étend le plateau de boues glaciaires qui manque sauf en des plaques peu étendues, sur toute la moitié du Dévoluy à l'ouest du lit de la Ribièvre ; au-dessus vient la pente de plus en plus abrupte de la cuvette sénonienne.

Ces différents étages donnent au Dévoluy une grande partie de sa physionomie, avec ses fonds de vallées aux couloirs foncés, violacés ou rouges striés de bandes d'un gris vert, formés par la mollasse alternant avec des bancs gréseux ou des poudingues impressionnés, puis les premières pentes en talus blanchâtres et arides du terrain glaciaire, enfin les pentes désolées surmontées des hauts pics de calcaire jaunâtre sénonien dont les flancs recouverts de cailloutis et d'éboulis épais (Pierriers) viennent souvent rejoindre les pentes glaciaires en un talus unique.

Les torrents s'écoulant sur les pentes rocheuses ont entraîné le limon glaciaire et les bancs de flysch et de mollasse formant avec leurs matériaux de larges cônes de déjection à leur confluent mutuel et comblant le fond des vallées principales sous des nappes de galets plus ou moins étendues.

On trouvera, sur la feuille de Die de la carte Géologique de France, les données nécessaires sur la nature des couches et leur succession.

Tandis que le calcaire sénonien est revêche à toute culture, les boues glaciaires et les marnes tertiaires ont fourni un substratum propre à la culture qui, dans les vallées, a pu occuper tous les flancs jusqu'au niveau supérieur de ces formations qui varie de 1.400 à 1.500 mètres.

L'écoulement des eaux du Dévoluy se fait par trois rivières principales : la Souloise qui naît au col de Rabou, coule dans une direction est-ouest jusqu'aux barraques de Saint-Disdier, où elle reçoit à angle droit la Ribièvre, venant de la Crête des Aiguilles à l'ouest du col de Festre ; continuant la direction sud-nord de son affluent, la Souloise sort du Dévoluy par la brèche de la Baume à Saint-Disdier. Le Moucheclot, né au col du Festre, coule dans la direction nord-sud et se jette à la Cluse dans Labéoux qui continue cette direction nord-sud jusqu'à son confluent avec le Buech au sud-ouest de Montmaur. Enfin la Sigouste qui naît de trois sources (fontaine du vallon et sources du barrage n° 2) dans la cuvette des Sauvas et le Rif de Lauzon né au sagne Martel sous la tête des Rimas ont leur cours séparé par le dôme de Tresaubenc et parcourent en les ravinant le haut plateau des Sauvas, d'une part ; et celui de la Montagne-La Froidière, d'autre part. Le Rif de Lare né au col de Conode coule nord-sud à travers la haute cuvette de

Matachare pour aller traverser en cañon l'éperon de Ravioure et se jeter enfin dans le Buech au sud-ouest de la Roche des Arnauds.

Ainsi délimitée la région du Dévoluy comprend environ 20.700 hectares dont 4.600 livrés à la culture et 1.807 boisés, soit donc 14.393 hectares de maigres pâtures à peu près improductives et en proie au ravinement.

Il est très utile pour mener à bien notre travail de pouvoir recueillir des témoignages écrits sur l'histoire du Dévoluy, à défaut de ceux-ci que n'ont pu nous fournir ni les archives municipales dont les documents bien incomplets ne datent que de l'époque de la Révolution, ni les archives départementales, nous devons nous en tenir aux documents fournis par l'Archéologie ou par la tradition : A Saint-Disdier « la Mère Eglise » perchée sur un contrefort du plateau de Gicon dominant la vallée, est la chapelle d'une petite commanderie de Templiers qui témoigne que la région environnante était déjà cultivée et à même de ravitailler les chevaliers au XIII<sup>e</sup> siècle, entre 1118 et 1312, dates de fondation et de dissolution de cet ordre militaire : notons l'absence de ruines féodales, car celle dite du château de Malmort correspond à une bâtie inachevée relativement récente ; cette absence montre combien fut pauvre cette région durant toute la période féodale et la Renaissance. Des noms de localités tels que « le forest » indiquent que la région d'Agnières fut boisée à l'origine et occupée par une forêt, la tradition indique d'ailleurs la présence de la forêt d'Haye (corruption dauphinoise de « Faye-Hêtre ») s'étendant sur le flanc de l'Auroze depuis Agnières jusqu'au delà de la Cluse, d'autre part David MARTIN [114] signale que, vers le milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, un américain revendiqua la propriété de la forêt de la Cluse que possédaient ses ancêtres et dont il ne restait à cette époque aucune trace ni aucun souvenir, mais un orage ayant raviné les éboulis sur les flancs de l'Auroze qui dominent la Cluse, des souches énormes furent mises à jour, témoignant de l'existence passée d'une forêt en ces lieux ; le même phénomène s'est produit, il y a trente ans, dans les éboulis de la baume de Saint-Disdier ; signalons enfin, au-dessus de la Pinée de l'Ongle-aux-Sauvas, la présence de grosses souches situées à 100 mètres environ au-dessus de la limite supérieure de la forêt.

Les témoignages que nous venons d'invoquer indiquent la présence d'une région boisée là où de nos jours ne se trouvent que

pierrailles incultes ou très vieilles friches. Les cultures ont été autrefois très développées sur les flancs du Dévoluy, on en retrouve les traces sous forme de terrasses limitées par des talus réguliers qui se montrent jusque vers l'altitude de 1.500 mètres loin de tout lieu cultivé actuel.

Qu'elles aient été conquises sur les alluvions des plaines ou sur les forêts à flanc de montagne, les terres ont dû subir pour être cultivées un épierrage sévère et les tas de cailloux ou de grosses pierres qui jonchent tout le Dévoluy et donnent à son paysage un aspect clouté si caractéristique témoignent du labeur que se sont imposés les pionniers agricoles de la région, ils indiquent aussi avec certitude le niveau auquel cessaient ces cultures : on les voit s'élever jusqu'au pied des premiers à-pics, vers l'altitude 1.550.

Le simple examen du paysage nous montre donc que la mise en culture du sol a été, sur une grande étendue, la raison de la disparition de la forêt.

Si la culture a été l'une des causes de disparition de la forêt, il y a lieu de supposer que la création de pâtures sur les terres antérieurement boisées a été la cause provoquante de grands incendies dont nous retrouvons la trace dans les noms de localités : au-dessus des Sauvas se trouvent deux lieux dont le nom provençal évoque l'incendie, ce sont les Rimas et la Plaine Rimée du verbe provençal *Rimar* = calciner (1), dans la forêt de la pinée de l'Ongle nous trouvons la Brulade vieille et la Brulade neuve, indiquant des places d'incendie dont la dernière date de soixante ans et a encore des témoins vivants (l'auteur lui-même de l'incendie).

La nécessité de se procurer la provision abondante de bois de chauffage pour lutter contre la rigueur des hivers a pu, en certains lieux, provoquer un déboisement intensif, la tradition connue des habitants de la Cluse et d'Agnières indique qu'à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle un échange de terrain eut lieu entre les deux communes : La Cluse donnant à Agnières dont les habitants n'avaient plus de bois, la forêt recouvrant le coteau coté 1.625 sur la carte d'état-major en échange de terres situées sur le flanc nord de Chauvet : or ce coteau

(1) Rima s.m., rimado s.f. roussi, charbonné. Rimado, dégâts faits par un incendie dans une forêt, lieu défriché par le feu (du latin *rimari*, gercer). F. MISTRAL, Dict. Prov.

est actuellement le cône d'éboulis le plus profondément raviné d'Aurouze.

Cependant quelques flots forestiers ont pu résister à la main des hommes : ce sont en général des hêtraies formant, dans les ravinements du flanc sud de l'Aurouze, des traînées le long du tournet de Barrieux et des Ouculières ; d'autres hêtraies de plus d'étendue ont été préservées par leur utilisation à l'industrie du charbon comme en témoignent les nombreuses aires de « Charbonnières » que l'on y rencontre. Telles sont les hêtraies des Menches en face desquelles, sur le flanc de Tressaubonc, se trouve une hêtraie appartenant de façon indivise à un groupe de propriétaires qui l'ont conservée comme réserve de bois ne pouvant, à cause de la nature rocheuse et de la déclivité du terrain, la transformer en pâturages ou en culture ; quelques hêtraies et pessières dont nous aurons à parler existent encore dans les communes de Saint-Disdier et de Saint-Etienne.

#### Données météorologiques.

*Les vents.* — La bise est connue sur toutes les Alpes jusqu'au Ventoux et à Sisteron où elle prend alors le nom de mistral, c'est le vent dominant des Alpes, vent froid qui ébranle les arbres et secoue leurs fruits à l'automne (ce qui explique l'absence presque complète de fruitiers en Dévoluy sauf dans les endroits abrités par une légère crête, même par un bâtiment de ferme comme l'a très bien observé et décrit E. BÉNÉVENT) [25] : elle sévit surtout dans la vallée de la Ribièvre et sur les flancs nord et ouest de l'Aurouze, les cuvettes de Saint-Etienne, des Sauvats et de Matacharre sont protégées de sa trop grande violence par les crêtes rocheuses.

A la bise, vent du nord, il faut joindre la bise noire, vent du nord-ouest, qui sévit par temps couvert, après la pluie, et a la réputation de ramener le beau temps. Les vents du sud et du sud-ouest sont suivis de pluies ; la « traverse » et le « labech » font cortège aux brusques averses, à la grêle, aux giboulées de neige : ils commencent à produire le coup de froid qu'accentuent ensuite l'arrivée de la bise ou du mistral. [25]

*Pluies.* — Il eût été important pour nous de connaître la valeur absolue des chutes d'eau dans le Dévoluy : malheureusement aucune

station pluviométrique n'existe dans la région: nous pourrons cependant utiliser avec fruit les observations prises à Gap, Veynes, Saint-Julien en Beauchêne et Saint-Bonnet en Champsaur. Ces stations entourent, à distance sensiblement égale, le massif du Dévoluy et nous considérerons la moyenne de leurs indications comme étant la chute d'eau en Aurouze. Nous réunissons les données de ce calcul dans le tableau suivant, les observations des quatre premiers postes étant puisées dans la thèse de M. Bénévent.

MOYENNE D'EAU TOMBÉE DANS LA PÉRIODE 1881-1910  
EXPRIMÉE EN CENTIMÈTRES

	JANV.	FÉV.	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.	ANNÉE
Gap .....	41	50	60	64	75	73	47	57	83	111	104	66	828
Veynes....	50	51	68	72	88	86	52	57	81	130	105	72	912
St-Julien .	51	55	67	78	89	77	52	63	87	130	107	74	930
St-Bonnet.	69	78	79	79	92	86	63	77	98	150	120	84	1076
Aurouze...	52,7	58,5	68,5	73,2	86	80,5	53,5	63,5	87,2	130,2	109	74	936,8

Les chiffres que nous avons ainsi obtenus ne nous renseignent qu'imparfaitement sur la valeur relative de la chute d'eau; guidé en cela par les conseils de M. BÉNÉVENT, nous avons établi les coefficients pluviométriques relatifs saisonniers et mensuels qui sont indiqués dans les deux tableaux suivants.

COEFFICIENTS PLUVIOMÉTRIQUES RELATIFS ANNUELS

	JANV.	FÉV.	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.
Aurouze	0,66	0,80	0,86	0,95	1,08	1,05	0,67	0,79	1,14	1,63	1,41	0,93

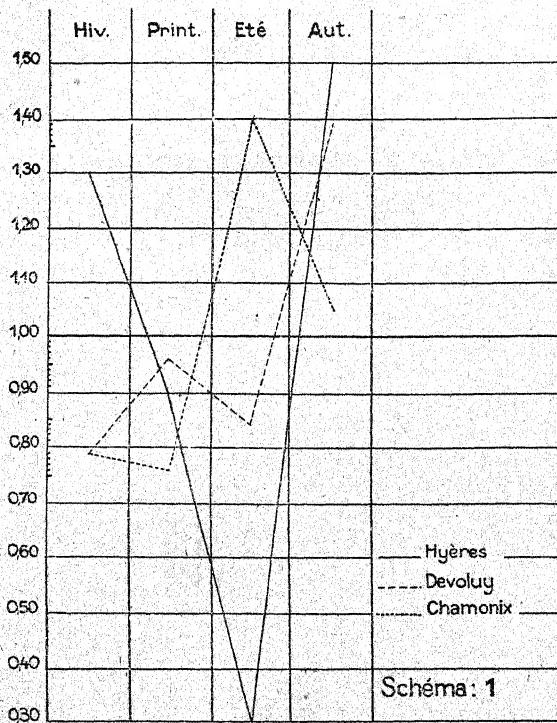
COEFFICIENTS PLUVIOMÉTRIQUES RELATIFS SAISONNIERS

	HIVER	PRINTEMPS	ÉTÉ	AUTOMNE
Aurouze.....	0,79	0,96	0,84	1,39

Il est loisible, portant en abscisses les saisons et en ordonnées les coefficients pluviométriques saisonniers ou mensuels, d'établir des courbes; comparant les courbes ainsi établies pour les divers postes qu'il a étudiés, BÉNÉVENT a pu établir, dans les Alpes, deux

types extrêmes de climats du point de vue des précipitations atmosphériques : l'un caractérisé par la courbe d'Hyères avec un maximum principal en automne, un minimum en été et un maximum secondaire en hiver ; c'est le climat méditerranéen ; un second climat est caractérisé par la courbe de Chamonix, avec maximum principal d'été, minima de printemps et maximum secondaire d'automne. Or, la courbe du Dévoluy, établie par nous, place cette région comme intermédiaire entre le climat méditerranéen et le climat continental à influences océaniques de M. BÉNÉVENT.

En effet notre courbe est très voisine de celle que M. BÉNÉVENT a tracée comme type de son «climat à tendance provençale». Schéma 1.



*Chutes de neige.* — Dans une région de montagnes, comme celle que nous étudions, la chute des neiges joue un rôle des plus importants : aussi avons-nous fait le possible pour obtenir sur cette chute les renseignements les plus précis, il existe des observations d'ailleurs

non continues prises d'abord au Festre, puis à Agnières, et enfin plus régulièrement à Saint-Etienne en Dévoluy par le curé de cette paroisse agissant en liaison avec l'administration des forêts; le poste forestier des Sauvas fait des observations régulières et pour terminer notons qu'un nivo-pluviomètre est installé au pied du Pic Ponsin sur le plateau de Bure.

Nous ne pouvons donc tabler que sur les observations de Saint-Etienne et sur celles des Sauvas qui d'ailleurs nous renseignent sur les deux cuvettes principales du Dévoluy, celle nord et celle sud; aussi avons-nous recherché les relevés de ces observations qui chaque année sont expédiées à la conservation des forêts de Gap, qui sans en prendre copie les transmet à la Direction centrale de Paris d'où, après deux nouvelles étapes, elles se trouvent rassemblées au service météorologique du Laboratoire de recherches agronomiques de Saint-Cyr (Seine-et-Oise). Les ayant suivies d'étape en étape, nous avons pu avoir connaissance de ces documents grâce à l'obligeante amabilité de M. Gerlin, chef de travaux à ce Laboratoire.

Les relevés s'étendent sur les années 1922 à 1931 mais ne sont complets, pour Saint-Etienne, que pour les années 1927-28 à 1930-31 et encore doit-on mentionner que les relevés 1928-29 n'ont pu nous être transmis.

Nous résumons les relevés qui ont pu nous être soumis dans le tableau suivant :

HAUTEUR DE NEIGE TOMBÉE EN M/M

Stations	OCT.	NOV.	DÉC.	JANV.	FÉV.	MARS	AVRIL	MAI	ANNUEL.	LAME D'EAU	JOURS DE CH.
Année 1927-28 :											
St-Et-en-Dév. .	"	28	213,5	428	372	372	20	"	1.394,5	126,25	42
Les Sauvas....	"	90	228	366	591	44	187	31	1.806	220	33
Année 1929-30 :											
St-Et-en-Dévol...	120	115	475	405	500	345	55	65,1	2.045	187	29
Les Sauvas.....	140	312,3	484,6	250	330	190	54,1	16	1.770	215,6	20
Année 1930-31 :											
St-Et-en-Dév. .	95	40	328	760	600	"	100	"	1.923	140,45	30
Les Sauvas....	28	442	55	498	732	"	100	"	1.855	145,85	21

Les relevés qui précédent nous montrent que la moyenne

annuelle des chutes fut entre les années 1927 et 1931 de 1.787,5 mm. aux Sauvas, et de 1.810,3 mm. à Saint-Etienne. La chute fut donc sensiblement égale sur la région du Dévoluy. Durant les cinq années sur lesquelles ont porté nos propres observations, nous avons vu persister la neige jusqu'à la fin mai à l'altitude de 1.400 m.; à 2.000 m., elle dure jusque vers le 15 juin, et dès la mi-juillet, elle ne persiste que dans les combes du plateau de Bure où elle forme des névés dont la base de glace compacte persiste jusqu'à la nouvelle chute d'octobre, ces névés « éternels » sont ceux de « Mai », de « Ponsin, du glacier d'Aurouse, de Laprat, d'Obiou, des Narite, du Grand Ferrand ».

*Température.* — N'ayant pu trouver sur place l'observateur soit bénévole, soit salarié qui eut pu prendre les observations nécessaires de température, nous avons dû encore faire appel aux documents officiels ; de tous les postes d'observations, celui de Gap est le plus rapproché en marge du Dévoluy, aussi avons-nous pris ses observations pour base en les rapportant par le calcul aux diverses altitudes.

Pour cela nous tiendrons compte de cette donnée que l'abaissement de la température d'environ 0°50 m. par 100 m. sur le versant nord et de 0°60 sur le versant sud des Alpes du Tyrol [DE MARTONNE, 111, p. 310] qui correspondent comme conditions de l'altitude à la région que nous étudions, et dont la valeur moyenne 0° 55 correspond à la moyenne d'abaissement thermique par 100 m. d'altitude de la région parisienne [BÉNÉVENT, 25].

#### TEMPÉRATURES MOYENNES MENSUELLES

ALTITUDE	JANV.	FÉV.	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.
739	- 0,33	1,29	4,59	8,59	12,26	16,14	18,70	18,17	14,28	9,13	4,41	0,70
900	- 1,21	10,41	3,71	7,63	11,38	15,26	17,82	17,29	13,40	8,25	3,53	- 0,18
1.300	- 3,41	- 1,79	1,51	5,43	9,18	13,06	15,62	15,09	11,25	6,08	1,33	- 2,38
1.000	- 7,26	- 5,64	- 2,34	1,58	5,33	9,21	11,77	11,24	7,35	2,20	- 2,52	- 6,23
2.700	-11,11	-9,49	-6,19	-2,27	1,48	5,36	7,92	7,92	3,50	-1,65	-6,37	-10,08

## MINIMA MOYENS MENSUELS

ALTIT.	JANV.	FÉVR.	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.
739	- 6,10	- 4,70	- 1,78	2,15	5,14	8,58	10,74	10,34	7,12	2,75	- 21,12	- 4,68
900	- 6,98	- 5,58	- 2,56	1,27	4,36	7,70	9,85	9,46	6,24	1,85	- 2,00	- 5,56
1.300	- 9,08	- 7,78	- 4,78	- 0,93	2,16	5,50	7,66	7,26	4,04	- 0,35	- 4,20	- 7,76
2.000	- 13,03	- 11,63	- 8,61	- 2,78	- 1,69	1,65	3,81	3,41	0,19	- 4,20	- 8,05	- 11,61
2.700	- 16,88	- 15,48	- 12,46	- 8,63	- 5,54	- 2,20	0,04	- 0,45	- 3,76	- 8,05	- 11,90	- 15,46

## MAXIMA MOYENS MENSUELS

ALTITUDE	JANV.	FÉV.	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DÉC.
739	6,13	8,15	11,86	15,90	20,20	24,29	27,40	26,98	22,65	16,61	10,85	6,86
900	5,25	7,27	10,98	15,02	19,32	23,41	26,52	26,10	21,77	15,73	9,97	5,98
1.300	3,05	5,07	8,78	12,82	17,12	21,21	24,32	23,90	19,51	13,53	7,77	3,78
2.000	- 0,80	1,22	4,93	8,97	13,27	17,36	20,47	20,02	15,72	9,68	3,92	- 0,97
2.700	- 4,65	- 2,63	0,08	5,12	9,42	13,51	16,62	16,14	11,87	6,83	0,07	- 3,92

Gap, notre station de base étant à l'altitude 739 m. et Montmaur, le point le plus bas de notre Dition, à 900 m. nous avons donc à diminuer de  $\frac{0,55}{100} \times (900-739) = 161$  soit  $0^{\circ} 88$  pour avoir la température correspondante avec une probabilité très approchée.

Nous établirons la température de la courbe de niveau 1.300 m. correspondant au fond de la vallée de Sigouste aux Sauvas et de celle de la Souloise à Saint-Etienne en Dévoluy, puis la température à 2.000 et à 2.700 m. correspondant respectivement à la base du massif rocheux et à la moyenne des sommets.

Par ce procédé de calcul, nous rechercherons les températures moyennes : aux différents mois de l'année, les minima et maxima moyens, mais ces données moyennes ne nous éclairent que fort mal sur les minima et maxima absolus observés dans la période 1.880 à 1.911 [voir 25]. Nous établirons donc les tableaux des minima et maxima absolus moyens; notons cependant que durant cette période le minimum fut observé en décembre 1906 à Gap avec  $- 25^{\circ} 20$  correspondant à Montmaur à :  $- 26^{\circ} 08$  et au sommet de l'Aurouse à :  $- 35^{\circ} 10$ .

Nous avons observé au cours des années 1927-1933 que la végétation reprend dans la vallée de Montmaur vers le 10 avril et s'arrête vers la fin octobre, périodes qui correspondent avec l'arrêt

et la reprise des grandes gelées et des chutes de neiges ; remarquons que ces dates coïncident avec la moyenne des températures + 7°. Si sur un tracé représentant les quatre courbes de températures correspondant aux altitudes 900, 1.300, 2.000 et 2.700 m., nous joignons par une droite les points où la courbe de Montmaur (900 m.) est coupée par les ordonnées des deux dates précitées (10 avril et 30 octobre) cette droite qui se confond avec l'abscisse + 7° devra couper les diverses courbes aux dates de reprise et d'arrêt de la végétation. Or notre observation personnelle est venue confirmer ces données et nous montrer que, sur les sommets du Pic de Bure, de l'Obiou et du Grand Ferrand, la durée de la période de végétation est de soixante jours à peine, elle est de cent-vingt jours à 2.000 m., de cinq mois et demi à 1.300 m. et de six mois et demi environ dans la plaine de Montmaur (Schéma 2).

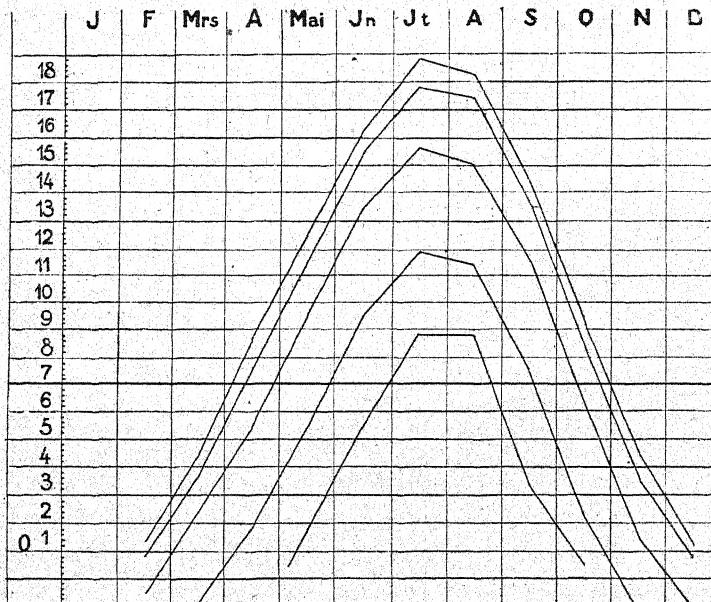


Schéma : N° 2 .

Si nous tentons d'utiliser les documents précédents pour caractériser le climat du Dévoluy nous constaterons que les grandes précipitations d'automne, d'après les coefficients relatifs mensuels de pluviosité, tombent sur la région de Dévoluy après la fin de la période de végétation et surtout sous forme de neige. L'hiver s'y

comporte donc comme une saison sèche, mais les précipitations de printemps bénéficient, sous forme de pluie, à toute la zone comprise entre Montmaur et l'altitude 2.000 m. Tandis que les sommets sont sous la neige depuis octobre jusqu'en fin juin. Cependant depuis cette date jusqu'à mi-août, des averses souvent abondantes maintiennent la fraîcheur du sol qui ensuite demeure sec et ensoleillé jusqu'au mois de septembre.

La végétation se déroulant donc surtout sur un sol desséché et ensoleillé prendra un caractère nettement xérophile, sauf sur les sommets qui n'ont à subir qu'une brève période de sécheresse.

### Composition du sol

Nous avons donné déjà la structure géologique du Dévoluy, mais la connaissance des étages géologiques d'une région n'a, pour le phytogéographe, une réelle valeur qu'autant que les diverses couches de terrain impriment au sol un caractère susceptible d'en modifier la réaction sur les plantes, d'autre part ces plantes elles-mêmes réagissant sur le sol parviennent à le modifier sans que sa stratigraphie ni sa tectonique n'aient en rien varié, il importe donc de compléter les données incomplètes acquises sur la structure et l'âge du sous-sol par des données chimiques sur le sol lui-même, qui seules nous permettront une étude des réactions réciproques du sol et de sa végétation qui caractérisent la station.

C'est pourquoi malgré la dépense de temps et de matériel que nous a demandé cette étude, nous avons cru indispensable d'analyser un grand nombre d'échantillons de terres. Nous donnons ici l'ensemble de nos résultats sous forme de tableau auquel nous aurons à nous référer au cours du travail : les terres analysées correspondent à la liste numérotée suivante :

- 1 Sous-sol de la grande Sagne d'Agnières (Boues glaciaires, Tourbière à hypnacées).
- 2 Champ cultivé à Saint-Etienne en Dévoluy (Nummulitique inférieur).
- 3 Champ cultivé aux Candillons (Mollasse gréseuse).
- 4 Champ de seigle à Rabious (Mollasse rouge).
- 5 Champ de seigle à l'Enclus (Boues glaciaires).
- 6 Pâture à *Festuca duriuscula* dans la plaine de Montmaur (Alluvions récentes).
- 7 Pierrier à *Avena montana*, du serre de la Crête des Sauvas (Sénonien).
- 8 Alpages à *Salix herbacea* de la Combe de Mai (Sénonien).
- 9 Centre du plateau de Bure (Sénonien).
- 10 Pâture à *Bromus erectus* du sommet de Matacharre (Crétacé supérieur).
- 11 Bauque à *Festuca duriuscula* des Rimas 5 (Tithonique).
- 12 Pâture à *Festuca duriuscula* de Font Alibœuf (Crétacé supérieur).

- 13 Sol de la sapinière de Mme Lyon.  
 14 Sol de la sapinière des Cuculières.  
 15 Sous-sol de la hêtraie de Mme Lyon.  
 16 Eboulis noirs du col de Gaspardon 5 (Jurassique supérieur).  
 17 Eboulis des Baumes de la Crête (Sénonien).  
 18 Sol de la pinée de l'Ongle (Sénonien).  
 19 Pelouse à *Sesleria cœrulea* du flanc ouest de Chevalet 5 (Grès sénoniens).  
 20 Versant gréseux de la crête du Chevalet.  
 21 Eboulis de font alibot (Sénonien sur le cénomanien).  
 22 Vase à *Triglochin* du marais de Pignadoux.  
 23 Vase à *Juncus* du marais de Pignadoux.  
 24 Alpages à *Salix retusa* de la combe de Mai.  
 25 Coussins de *Silene acaulis* du plateau de Bure au Pic Laparre.  
 26 Pelouse à *Sesleria cœrulea* du bas Chevalet (Sénonien).  
 27 Bauque à *Bromus erectus* du Tournet (Tithonique).  
 28 Sol de la hêtraie des Serigonds.  
 29 Grande sagne d'Agnières, marais.  
 30 Grande sagne d'Agnières. Marais à *Carex* sp. pl.  
 31 Sol de la hêtraie de Mme Lyon, sous-socion de *Sanicula europea*.  
 32 Alpage à *Elyna myosuroides* du Chevalet (Grès Sénonien).  
 33 Alpage à *Salix retusa* de la Combe de Bure.  
 43 Sol de la hêtraie des Cuculières.  
 35 Hêtraie du mont Devant Veynes.  
 36 Alpages à *Elyna myosuroides* du Pré Lapare (Sénonien calcaire).  
 37 Pelouse à *Nardus stricta* du bois de la Baume.  
 38 Lande à *Calluna* au sud du Bois de la Baume (Mollasse gréseuse).  
 39 Pelouse à *Deschampsia flexuosa* et *Arnica* du Bois Rond.  
 40 Pelouse à *Deschampsia* et aïrelles du bois de Malmort (Sous-sol)(Mollasse gréseuse).  
 41 Pelouse à *Deschampsia-Vaccinium* et *Rhytidadelphus triquetrus* (Mollasse gréseuse).  
 42 Eboulis glaciaires des Baumes de Saint-Disdier.  
 43 Sol du n° 40.  
 44 Sol du n° 41.

	1	2	3	4
Débris végétaux (a).....	24,40	20	15	35,10
<i>Sable total</i> (b) .....	706,90	648,90	750	599,90
Sable grossier (c).....	13,70	240,60	310,30	209
S. G. Calcaire (d).....	8,53	20,30	30,20	20,15
S.G. non calcaire (e).....	5,17	220,30	290	189,85
Sable fin (f).....	693,20	408,30	439,70	390,90
S. f. calcaire (g).....	25,88	28,50	49,80	31,90
S. f. non calcaire (h).....	667,32	379,80	389,90	359,90
<i>Sable calcaire total</i> (i).....	34,41	48,80	80	52,05
Argile (j).....	221	316	230	360
<i>Humus</i> (k).....	44	35,50	20	40
<i>N total</i> (l).....	1,56	3,25	1,60	3,10
<i>CaO</i> (m).....	19,28	27,44	44,80	29,12
<i>MgO</i> (n).....	13,20	9,20	10,40	25
<i>K<sup>2</sup>O</i> (o).....	1,59	1,02	1,80	1,35
<i>Fe</i> (p).....	17,92	15	20,06	12,50
<i>P<sup>2</sup>O<sub>5</sub></i> (q) .....	0,57	1,50	1,20	1,10

	5	6	7	8	9	10	11	12
a)	»	»	4,20	10,30	11,50	32,20	38,20	32
b)	833,85	666,15	867,54	720,10	810,85	776	740	706
c)	170,30	200,15	236,56	230,90	237,90	530,02	320	320
d)	12,15	15,30	46,36	14,65	20,22	27,85	5,40	137
e)	158,15	184,85	190,20	215,85	217,68	502,17	74,60	183
f)	663,56	466	630,98	479,60	572,95	245,98	420	386
g)	92,85	40,30	31,53	34,60	48,15	30,74	17,50	370
h)	570,71	459,70	599,45	405	524,80	215,24	402,50	16
i)	105,40	55,60	77,89	49,25	68,37	58,59	22,90	507
j)	136,15	305	112,32	300,10	149,66	134	200	231
k)	30	45,20	10,92	20,25	28,25	29,80	22,56	39,09
l)	..	3,15	3,15	2,34	4,07	3,39	1,67	3,25
m)	58,80	31,13	43,75	24,67	21,91	14,38	13,97	272,77
n)	12	5,20	5,40	16,20	14	11	9,45	10,50
o)	1,20	0,98	0,35	0,15	0,31	1,11	1,92	0,08
p)	10,15	15	10,47	12,20	20,55	10	10	15
q)	1,56	1,15	0,91	0,53	0,67	1,01	0,02	1,27
	13	14	15	16	17	18	19	20
a)	7,20	9,30	7,80	24	0,90	32	11,62	1,50
b)	602	367,32	867,18	789	960,01	892	936,38	951,62
c)	117,30	106,75	115,50	235	158,22	164	207,54	792,90
d)	42,48	19,31	59,30	51,33	98,12	10	26,24	17,32
e)	74,72	87,44	56,20	183,67	60,10	115	181,30	775,58
f)	485,10	260,57	751,68	554,90	801,79	728	728,94	158,72
g)	76,90	243,52	112,71	227,27	642,64	51,96	78,74	35,75
h)	408,20	17,05	638,77	327,63	159,15	676,04	650,20	122,97
i)	119,38	262,83	172,02	278,70	740,76	61,96	104,98	53,07
j)	381	352,89	201,90	157,50	30	73	39,29	36,96
k)	8,60	29,32	23,12	28,40	9,02	3,60	13,61	10,84
l)	..	3,58	3,50	0,91	1,02	0,16	2,80	6,90
m)	39,48	130	72,73	156,25	382,23	22,60	45	10,59
n)	23,40	14,68	19,80	9,04	27,90	8,86	11,80	17,12
o)	1,16	0,61	1,20	0,11	0,64	2,44	0,51	0,35
p)	33,15	30,02	24,89	6,27	4,03	22,06	11,87	7
q)	1,24	0,56	0,95	0,56	0,05	0,56	1,39	1,26
	21	22	23	24	25	26	27	28
a)	16,30	1,07	0,54	3,50	1,72	4,50	15	8,40
b)	983,80	760,73	952,42	902,06	933,58	859,75	864,16	954,62
c)	300,80	58,60	274,10	220,50	234,77	286,60	156,10	597,67
d)	32	48,60	218,60	27,32	18,52	11,25	10,09	64,26
e)	268,80	10	155,50	193,28	216,25	275,25	140,01	533,41
f)	683	702,13	678,32	681,56	703,81	573,15	708,06	356,95
g)	500,23	453,63	153,71	45,56	55,06	8,02	58,85	31,32
h)	182,77	248,50	524,61	636	648,75	565,12	649,21	325,63
i)	532,25	502,20	372,31	72,88	73,58	19,27	68,14	95,58
j)	traces	40,87	40,70	68,31	49,27	106,81	99	36,39
k)	traces	5,30	6,30	26,01	10,43	28,49	22	4,12
l)	..	0,80	0,77	0,36	2,56	0,51	1,75	1,48
m)	297,92	270,11	315,008	40,81	38,22	11,99	39,80	50,58
n)	50	181,95	130,71	9,61	6,38	3	2,78	2,66
o)	0,25	0,008	0,002	0,49	0,006	0,45	0,78	5,84
p)	10	13,52	14	12,15	10,50	10,75	25,51	21
q)	0,95	0,84	1,01	1,62	6,10	0,73	1,39	1

	29	30	31	32	33	34	35	36
a)	85	35	16,80	17,90	11,80	24,90	8,22	24,14
b)	803	870,42	620,40	928,19	906,90	601,40	641,40	876,73
c)	162,20	180,15	152,80	624,24	266,80	173,50	151,84	501
d)	28,23	36,12	5,20	10,99	5,72	6,46	5,18	10,72
e)	137	144,03	147,60	613,25	261,08	167,04	146,66	490,28
f)	637,80	690,27	467,60	303,95	640,10	427,90	489,56	375,75
g)	81,80	60,26	26	17,85	21,32	20,50	18,80	7,14
h)	556	630,01	441,60	286,10	618,88	407,40	470,76	368,61
i)	110	96,38	31,20	28,24	27,04	26,96	24,98	17,76
j)	90	99,40	334,20	32,58	56,87	341	320,87	88,95
k)	21,20	15,08	28,80	2,32	23,33	26,20	28,70	10,55
l)	6,60	10,61	4,32	3,24	4,20	3,45	2,60	2,26
m)	61,60	54,32	14,67	16,10	15,08	15,12	17,50	7,61
n)	54,40	56	3,69	2,94	2,48	2	2,92	1,20
o)	0,22	1,03	0,62	0,66	0,10	0,41	2,19	0,05
p)	17	12,60	34,44	8,40	10,80	28,02	29,12	7,94
q)	1,05	0,72	0,85	0,39	0,60	0,85	0,52	0,29
	37	38	39	40	41	41	43	44
a)	3,30	6	»	2	4	2,50	5	11,30
b)	961	957	890,60	922,60	859,50	960	920,60	864,50
c)	235,10	374,70	140,30	334,80	395	241,70	377,20	358,40
d)	4,50	8,38	2,30	2,80	1,80	149,70	4,30	6,50
e)	230,60	366,32	138	340	389,20	90	367,70	340,60
f)	725,90	582,30	750,30	577,80	494,50	718,30	543,40	506,10
g)	3,84	3,05	2,80	31,50	30	240,60	4,60	4,05
h)	722,66	579,25	747,50	546,30	464,50	470,70	538,80	456,05
i)	8,34	11,43	5,10	33,30	81,80	390,30	8,90	10,55
j)	23,30	25	88,90	47,74	74,14	15,56	35,97	65,582
k)	11,30	12,10	17,11	4,06	9,24	1,99	11,48	31,618
l)	2,33	1,45	2,12	1,15	0,21	3,18	2,50	0,519
m)	4,72	5,60	2,48	4,95	3,89	165,43	5,54	7,22
n)	0,57	1,70	0,66	8,60	12,20	44	4,50	12
o)	0,002	0,002	1,86	0,58	2,67	2,88	0,85	0,601
p)	14	14	11,76	10	10	8,10	5	6
q)	0,46	0,31	0,63	0,39	0,40	0,45	0,90	0,70

Si nous nous guidons sur le tableau d'analyses ci-dessus, nous pourrons constater que, sur quarante-quatre échantillons de terre récoltés sur des stations réparties aussi régulièrement que possible à travers le Dévoluy, on rencontre onze sols pouvant être qualifiés de terre franche selon les tableaux d'Edmond GAIN (*Précis de chimie agricole*, 1918, page 73). Parmi ces onze terres, cinq appartiennent à des régions de vallées ou de plateaux cultivés de nos jours ou qui furent cultivés avant 1874, trois, les terres 7, 10 et 11, recouvertes encore de pelouses appartiennent certainement à l'ancienne forêt d'Aurouze, mais les terres 8 et 9 correspondent au plateau de Bure qui couronne la montagne et représentent certainement un sol produit par l'action des êtres vivants, animaux et végétaux, sur les

produits de désagrégation et de décalcification des rochers calcaires ; trois autres terres sont argilo-calcaires : ce sont les terres 12, 13 et 14 auxquelles se rattache le n° 15 pris à 0 m. 60 de profondeur.

Ces terres appartiennent toutes à l'éperon Cuculières-les-Meuches et proviennent de sols forestiers anciens ou actuels. Vingt-quatre des sols analysés montrent un taux d'argile très inférieur à 10 % et sont donc sableux, mais les uns sont nettement calcaires : ce sont en général des sols d'éboulis fixés sur les flancs des calcaires sénoniens (16, 17, 18, 19 et 21) ou comme les terres 22 et 23 des sédiments provenant des mêmes éboulis. Il y a lieu de considérer les vingt-deux autres comme terrains sableux silico-calcaires. Ce sont les terres gazonnées sur les pentes à faible déclivité du versant nord de la montagne provenant de la désagrégation des bancs de grès siliceux qui, alternant avec les bancs calcaires, forment des à-pic ; nous retrouvons les mêmes sables silico-calcaires sur les flancs ouest dans la Sagne d'Agnières, et sur le flanc sud, au Chevalet et au pré Laparre formés par la désagrégation des grès sénoniens du Chevalet, de même nature par conséquent que ceux du flanc nord. On trouve encore des terres comme 40, 43 et 41, 44 provenant des grès de la mollasse.

Si nous envisageons la teneur en humus de nos terres, nous constaterons que, d'une manière très générale, cet humus est en quantité bien au-dessous du taux minimum des terres arables, car deux terres seulement, celle des champs de Montmaur et celle de Rabiox en renferment, 40 et 49 grammes c'est-à-dire le minimum requis. Signalons enfin la déficience générale en acide phosphorique et en potasse.

Sept de nos sols sont pauvres en azote en renfermant moins de 1 gr. 0/00 : ce sont, en général, des sols sableux lessivés par les eaux de ruissellement, comme les terres 17, 20, 21, 22 et 23 ou encore une terre depuis peu libérée de la fonte des neiges, lessivée elle aussi par la grande masse d'eau ruisselant des névés et recueillie avant que la nitrification ait pu reformer le stock d'azote. Enfin une autre terre pauvre en azote est celle n° 15 recueillie dans le sous-sol de la hêtraie de Mme Lyon que nous ne pouvons comparer aux autres terres plus superficielles et plus riches en azote.

Enfin les terres de l'Auroze sont riches en fer dont elles renferment en moyenne 16 gr. 30 0/00, le taux le plus bas étant 4,03 dans

l'éboulis sénonien des Baumes et le plus haut 34,44 pour la terre de la hêtraie de Mme Lyon, elles sont toutes pauvres en potasse, leur teneur moyenne est 0,85 avec un minimum 0,002 0/00 pour les sables siliceux du bois la Baume, le maximum 5,34 pour terre de hêtraie des Serigons, hêtraie en taillis exploitée autrefois pour la fabrication du charbon.

Si nous voulons rattacher les données chimiques aux données géographiques, nous constaterons que les sols ayant une teneur normale en argile sont situés soit sur les affleurements jurassiques ou crétacés inférieurs au sénonien, soit sur les argiles de la mollasse et du flysch, terrains formant les contreforts à pente moins prononcée coupés de terrasses où a pu s'effectuer la décalcification sur place des calcaires correspondant à l'ancien sol forestier, et à des terrains gazonnés : ici se trouvent rassemblées l'action adhésive de l'argile sur le sable et celle des racines, immobilisant le sol et celle du couvert végétal préservant la croûte superficielle du martellement par la pluie, les sables calcaires sont localisés autour des bancs épais de calcaire compact sénonien formant les à-pic ou les pentes de plus de 30° alors que les zones moins abruptes et boisées ont permis une décalcification plus complète du sol qu'enrichissait en sable siliceux la désagrégation des grès qui forment des bancs épais entre les lits de calcaires à *Ostrea globosa* et à *Belemnitella* du Sénonien moyen.

Nous avons recherché le coefficient Ph de nos terres par le procédé colorimétrique à l'aide du comparateur d'HELLIGE et le tableau ci-dessous donne les taux observés :

Terre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
PH	7,6	7,5	7,7	7,6	7,4	7,6	7,6	7,4	7,5	7,5	7,5	7,8	7,5	7,7	7,9
Terre	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
PH	7	7,9	7,7	7,7	7,1	7,9	8,4	8,3	7,5	7,2	7,1	7,7	7,7	7,7	7,3
Terre	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	
PH	7,3	7,7	7,4	7,5	7,5	7,2	6,9	7,1	7,1	6,9	6,9	8,2	7,2	6,4	

Si donc nous plaçons à part les boues calcaires du marais de Pignadoux qui sont très fortement alcalines avec un Ph 8,4 nos terres présentent une alcalinité variant entre Ph 7,9 propre aux éboulis calcaires et 7,5. Seules les terres sablosiliceuses du plateau d'Auroze et du Chevalet nous ont montré une alcalinité voisine de la neutralité avec 7,1 et même faiblement acides ou neutres 6,9 et 7

pour les terres à Arnica du bois Rond, bois la Baume et forêt de Montmaur.

Ayant épuisé les données géographiques, climatiques et édaphiques que nos recherches nous ont permis de rassembler ou d'établir sur le Dévoluy, nous pourrons maintenant étudier la végétation de cette région.

(à suivre)

# INFLUENCE DE L'ÉTIREMENT SUR LES CELLULES VÉGÉTALES

par M. Gabriel GARNIER

(Suite)

## IV

Cécidie produite par *Oxyna nebulosa* Wied. sur *Chrysanthemum Leucanthemum* L.

Les exemplaires de cette cécidie ont été recueillis par nous à Villeneuve-le-Comte (Seine-et-Marne) du 19 mai au 6 juin 1929, pour la plupart dans un jardin inculte.

Cette cécidie, produite par un diptère appelé tantôt *Trypetia proboscidea* (F. Löw) tantôt *Tephritis proboscidea* (H. Löw) ou *Oxyna nebulosa* (Wiedmann), a été décrite très sommairement par différents auteurs, mais ne nous paraît pas avoir été étudiée anatomiquement. J. H. KALTENBACH [132, p. 339], I. BALDRATI [3, p. 41], E. LEMÉE [170, n° 130], C. HOUARD [127, t. II, p. 988], H. Ross [247,

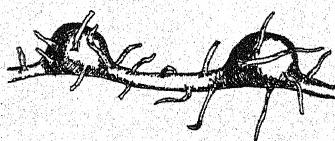


Fig. 11. — Galles d'*Oxyna nebulosa* Wied. sur *Chrysanthemum Leucanthemum* L.

n° 454], F. HENDEL [108, p. 167-168] n'en donnent que des descriptions brèves. D'après C. HOUARD elle contiendrait de « nombreuses cellules larvaires », d'après I. BALDRATI habituellement une seule loge, fréquemment deux ou trois, d'après J. H. KALTENBACH, E. LEMÉE et H. Ross, une seule chambre. Nous avons coupé un grand nombre de ces galles, et, sauf un ou deux exemplaires qui étaient

doubles, nous les avons toujours trouvées à une seule loge et conformes à la description qu'en donne Ross.

«Wurzelstock mit rundlichen, fleischigen, bis 5 mm. grossen, einkammerige Anschwellungen Lv. Kammer rundlich.

*Chrysanthemum leucanthemum*. Eine weisse Lv.

Flg. *Tephritis proboscidea* 454.

Nous pensons donc qu'il doit y avoir une erreur dans la description de C. HOUARD.

Nous donnons (fig. 11) un dessin de l'extérieur de deux de

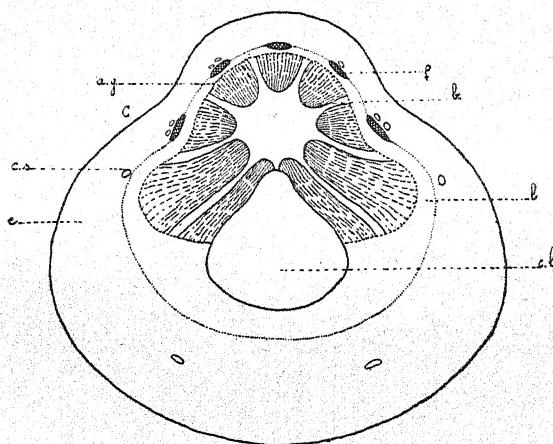


Fig. 12. — Schéma d'une coupe transversale d'une galle d'*Oxyna nebulosa* Wied. sur *Chrysanthemum Leucanthemum* L. (a. g., assise génératrice libéro-ligneuse ; b., bois ; c. l., chambre larvaire ; c. s., canal sécréteur ; e., écorce ; f., fibres ; l., liber.)

ces galles et (fig. 12) un schéma d'une coupe transversale d'une galle de 6 mm. 5 de diamètre, l'axe normal n'ayant que 3 mm. de diamètre environ:

Cette galle est symétrique par rapport à un plan longitudinal passant par l'axe de l'organe et la cavité larvaire est à cheval sur l'assise génératrice libéro-ligneuse.

L'insecte provoque une hypertrophie relativement faible des cellules, mais, surtout, une hyperplasie très forte des tissus secondaires libéro-ligneux. La partie normale, non déformée, faisant axe fixe, a servi de charnière et les tissus sont repoussés latéralement de part et d'autre du plan de symétrie.

Les fibres péricycliques disséminées sont à peine reconnaissables, les canaux sécréteurs, externes par rapport aux fibres, sont étirés tangentiellellement. L'écorce multiplie aussi ses cellules. Les tissus périphériques, du fait de ces accroissemens, subissent une forte traction

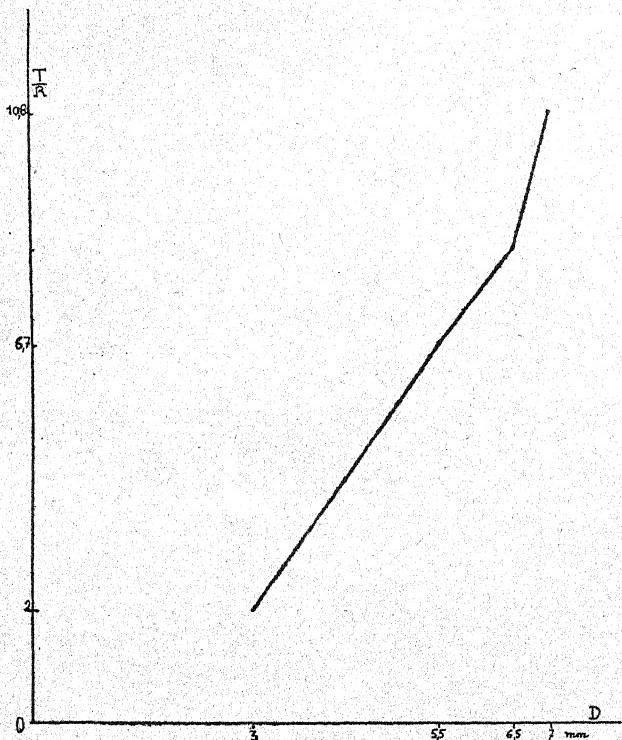


Fig. 13. — Courbe montrant les variations de l'étirement des cellules externes de la galle d'*Oxyna nebulosa* Wied. sur *Chrysanthemum Leucanthemum* L. (en abscisse le diamètre de la galle).

tangentielle, les cellules sont fortement étirées tangentiellellement et se divisent par des cloisons radiales.

Cet étirement est très marqué, notamment dans la région C du schéma (fig. 12), près des points qui ont fait fonction de charnière.

Nous avons, comme dans les cas précédents, essayé de caractériser l'étirement, et nous avons fait une moyenne entre les cellules corticales choisies parmi les plus étirées et situées toutes près de la périphérie.

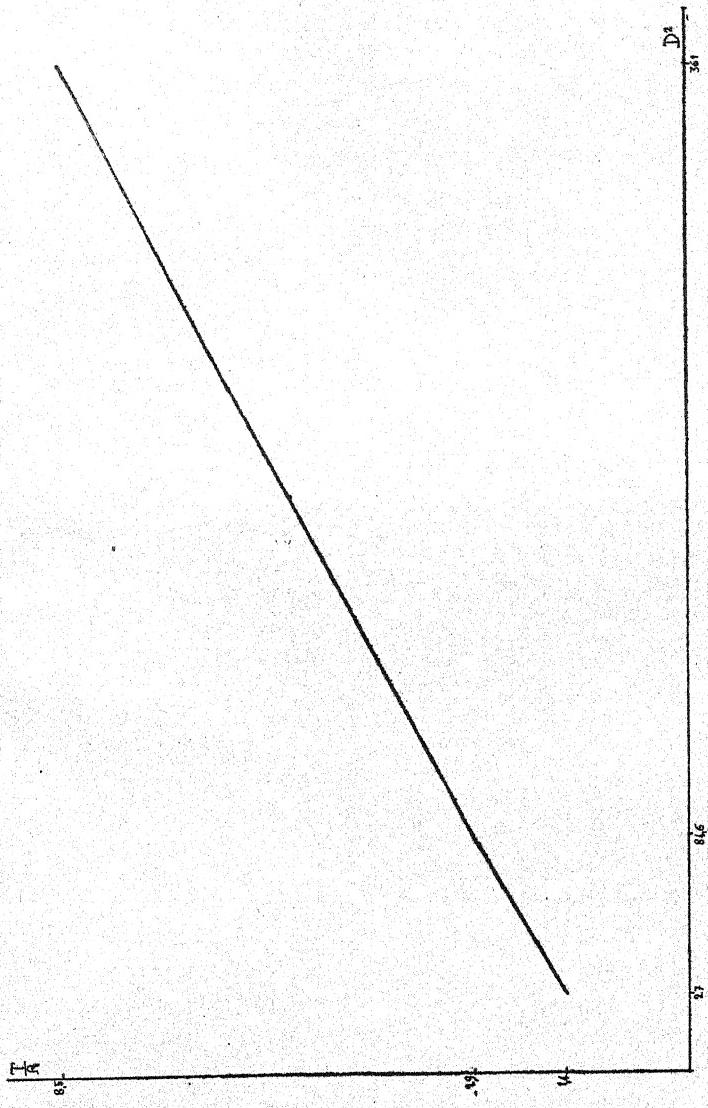


Fig. 10. — Courbe montrant les variations de l'étiènement des cellules épidermiques du fruit de *Papaver dubium* L. attaqué par *Aulax papaveris* Perris (en abscisse : le carré du diamètre du fruit).

(Une inversion de figure s'étant produite dans le précédent numéro, le lecteur trouvera la fig. 13, p. 446 du n° de Juillet 1934, au lieu de la fig. 10 ci-dessus qui se trouve placée ici par erreur.)

Dans l'organe normal, de diamètre 3 mm. environ, le rapport des dimensions tangentielle et radiale des cellules est de 2.

Nous avons comparé un axe normal de diamètre 3 mm. (A)

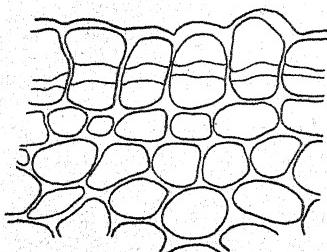


Fig. 15. — Cellules périphériques d'un rhizome normal de 3 mm. de diamètre de *Chrysanthemum Leucanthemum* ( $\times 295$ ).

et des galles de diamètres respectifs 5,5 (B), 6,5 (C) et 7 mm. (D). Les rapports d'étiènement ont été respectivement : 2 ; 6,7 ; 8,4 et 10,8. Nous avons porté ces valeurs sur un graphique en mettant

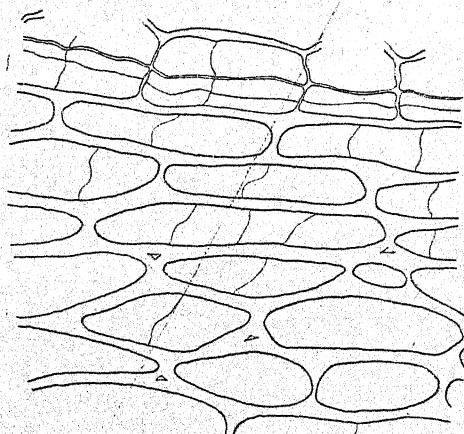


Fig. 16. — Cellules périphériques d'une galle de 6,5 mm. de diamètre, produite par *Oxyna nebula* sur *Chrysanthemum Lecantheum* ( $\times 295$ ).

en abscisse les diamètres (fig. 13). Nous voyons, sur la courbe, que l'étiènement n'est pas proportionnel au diamètre. En portant en abscisse les carrés des diamètres nous voyons (fig. 14) que, sauf pour la galle de diamètre 6,5 (C) où il y a un léger fléchissement,

ment, les trois points A, B et D sont en ligne droite, ce qui prouverait que l'étirement est proportionnel aux carrés des diamètres. Nous représentons quelques cellules périphériques d'un axe normal de diamètre 3 mm. (fig. 15), d'une galle de diam. 6,5 (fig. 16) et d'une autre de diamètre 7 mm. (fig. 17). On voit les cellules d'autant plus allongées que le diamètre est plus grand.

Nous représentons aussi (fig. 18) quelques cellules d'un rhizome normal de 5 mm. 4. Nous retrouvons, dans les tissus de cet organe, des cellules allongées tangentiallement, avec des divisions radiales. Si nous mesurons ici encore l'étirement maximum, nous obtenons

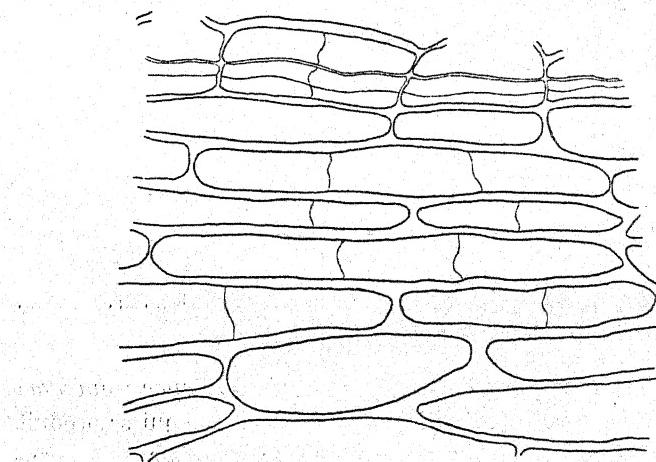


Fig. 17. — Cellules périphériques d'une galle de 7 mm. de diamètre, produite par *Oxyyna nebulosa* sur *Chrysanthemum Leucanthemum*. ( $\times 295$ ).

comme chiffre 6,3 ; ce chiffre n'est pas loin du chiffre 6,7 trouvé pour la galle de diamètre 5,5. Si nous portons en E, sur la fig. 14, l'étirement correspondant à l'organe normal de diamètre 5,4 nous voyons que E tombe pour ainsi dire sur la droite A. B. D.

Ne pouvons-nous donc pas en déduire que l'augmentation de diamètre due à la galle a produit sur les tissus périphériques un résultat analogue à celui que produit la croissance en épaisseur normale de l'organe : étirement tangentiel avec divisions par des cloisons radiales ? Dans ces tissus périphériques, il est permis de supposer que l'action directe de l'insecte (surtout dans la région C avoisinant les

tissus normaux) est très atténuée et que la forme des cellules et le sens des divisions cellulaires qui en résultent sont influencés, sinon uniquement, du moins en grande partie, par un simple étirement tangentiel.

Ne pourrions-nous pas répéter ici la phrase écrite par M. MOL-

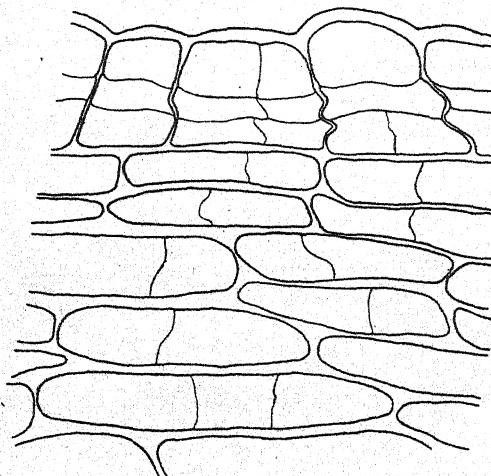


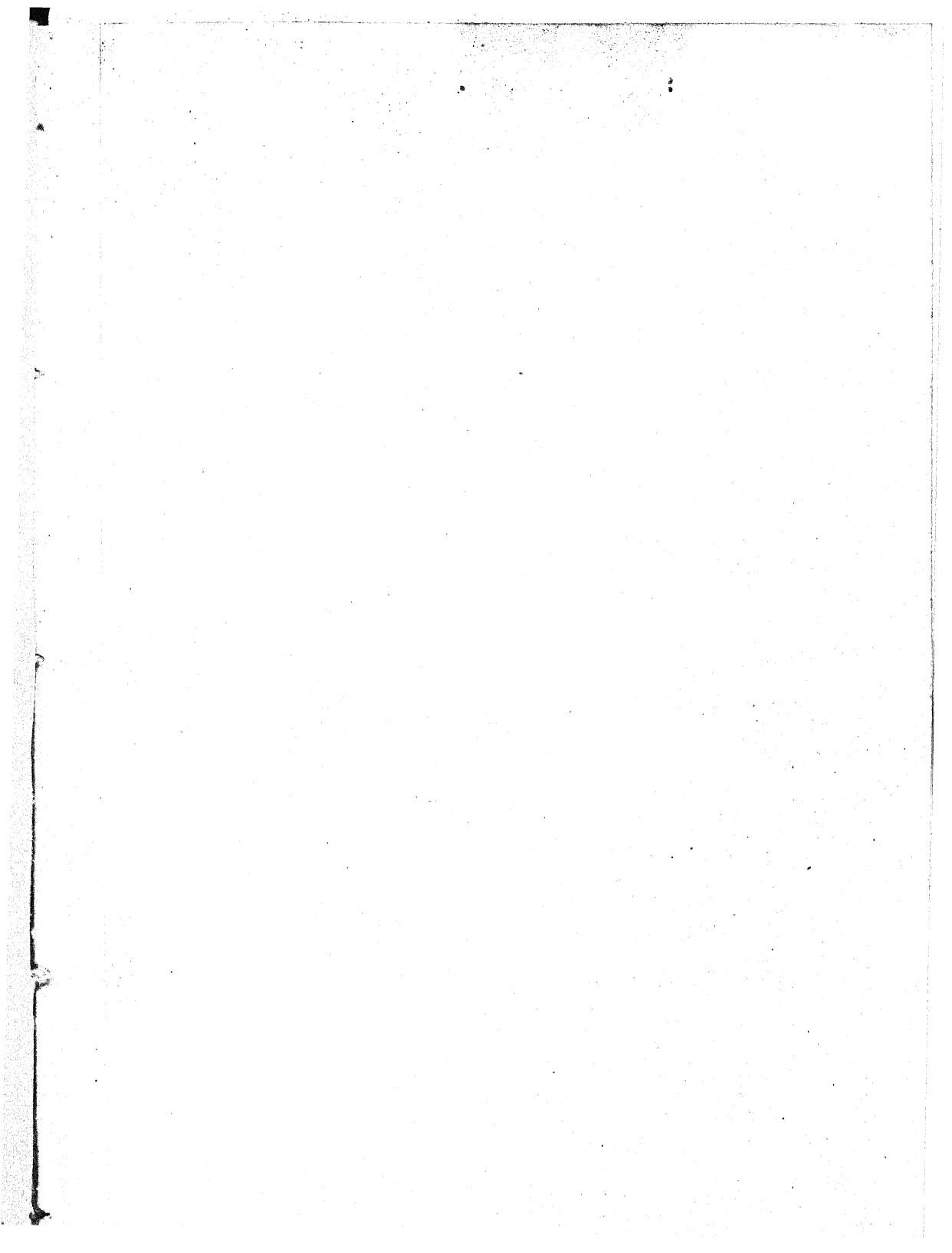
Fig. 18. — Cellules périphériques d'un rhizome normal de 5,4 mm. de diamètre de *Chrysanthemum Leucanthemum*. ( $\times 295$ ).

LIARD à propos de la paroi de la galle du fruit de *Papaver dubium* : « On observe ici une accentuation d'un phénomène qui se produit normalement dans l'écorce de certaines tiges à accroissement secondaire. »

On pourrait ainsi expliquer la forme d'un grand nombre de cellules allongées situées dans les galles, assez loin du cécidozoaire, et le sens de leurs divisions cellulaires.

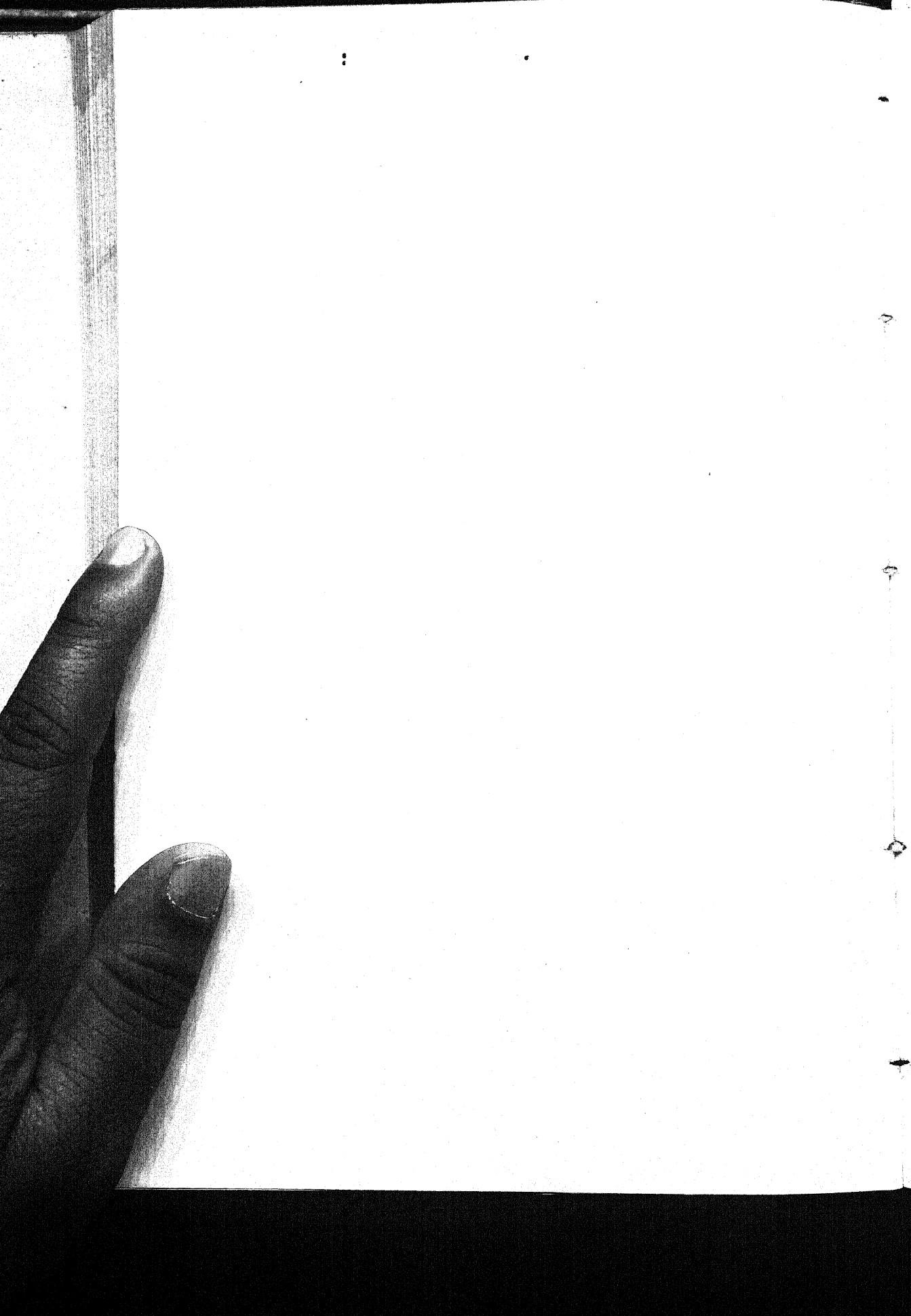
En résumé, dans cette deuxième partie, après un court historique où nous avons surtout cherché à montrer que les phénomènes d'étirement avaient déjà été signalés dans les tissus pathologiques, nous avons décrit des cas d'étirement dans trois cécidies, étirement suivi, dans un de ces cas, de rupture de tissus, et dans les deux autres, de divisions cellulaires, les jeunes parois se plaçant perpendiculairement à la direction de l'étirement.

(à suivre)



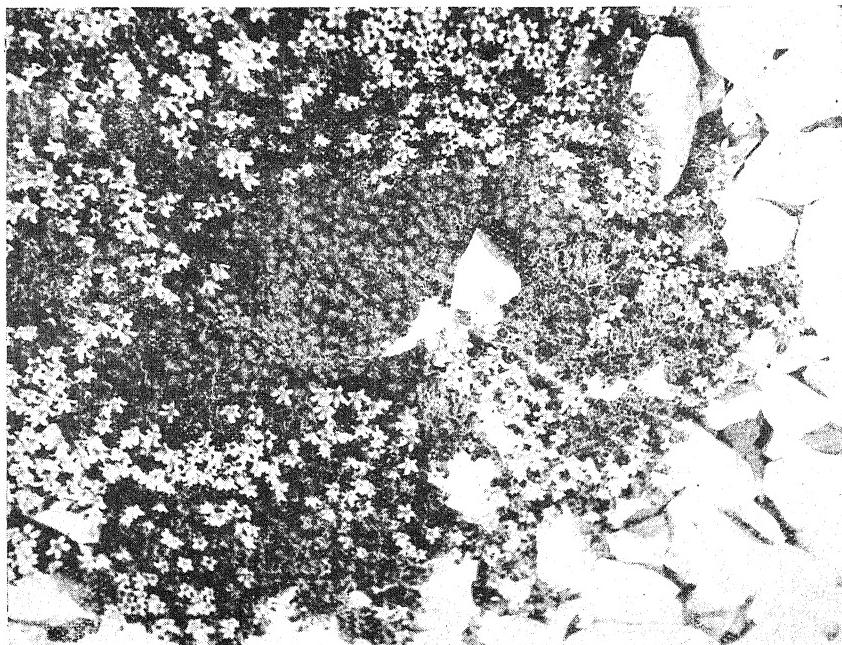
THE DEVOLUTY





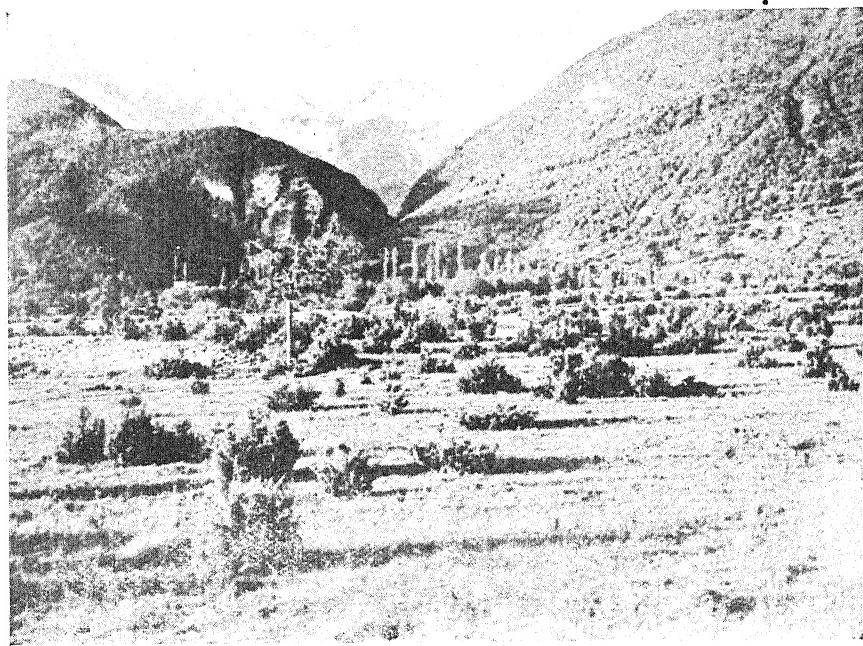


1. Pierrier de Costebelle. *Campanula allionii*. *C. pusilla*. *Erysimum ochroleucum*.  
*Noccea alpina*.

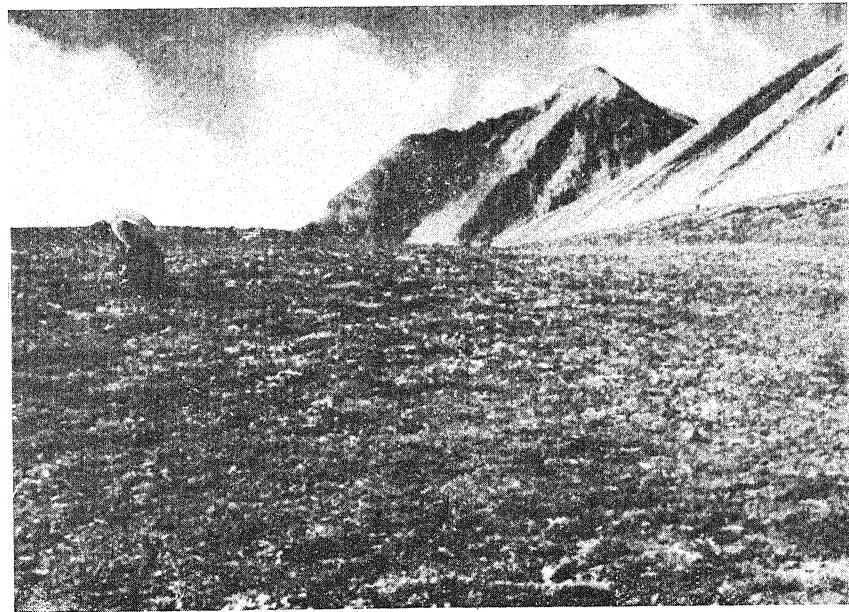


2. Rochers de Bure. Sommet. Clan de *Saxifraga oppositifolia*.

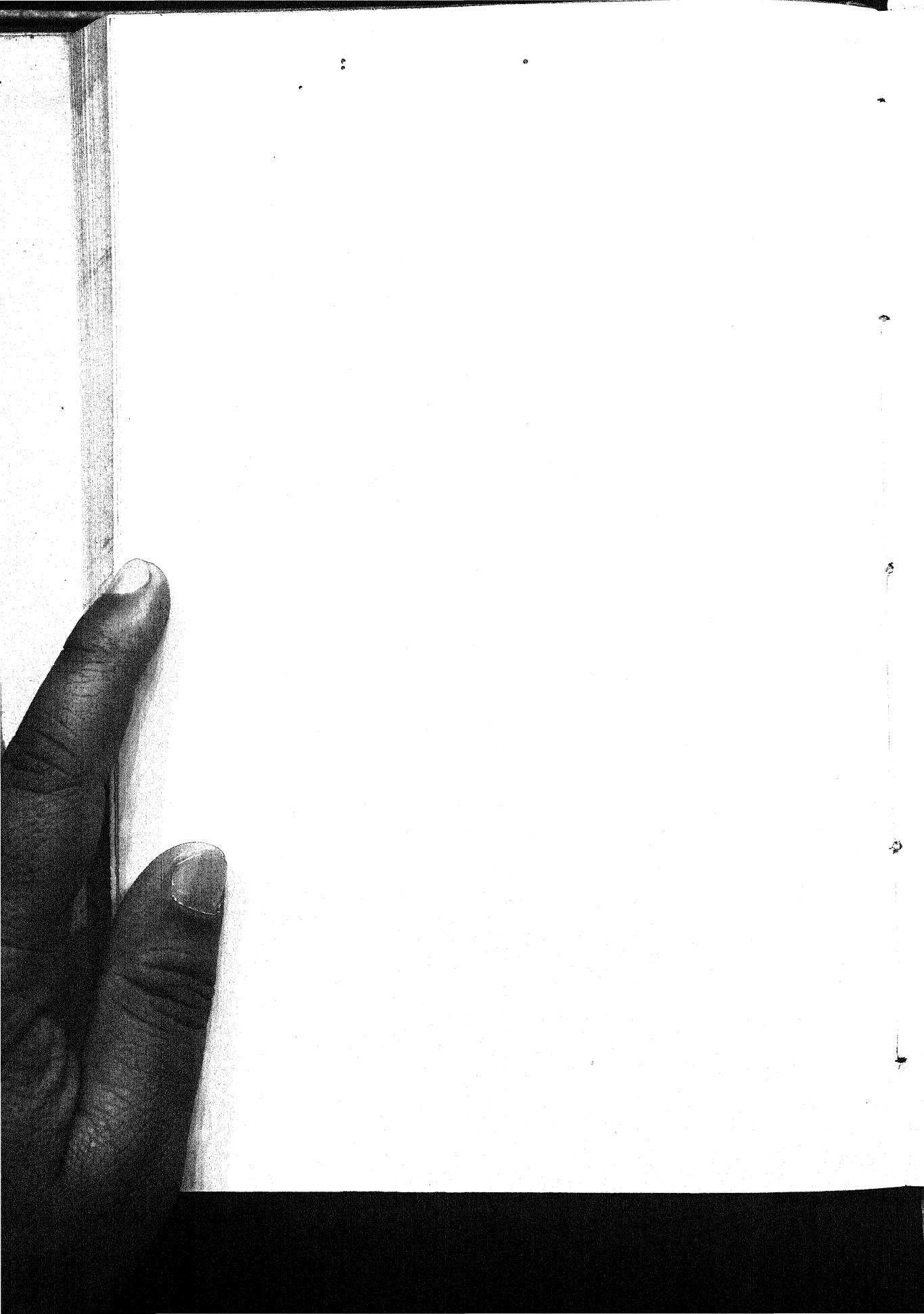


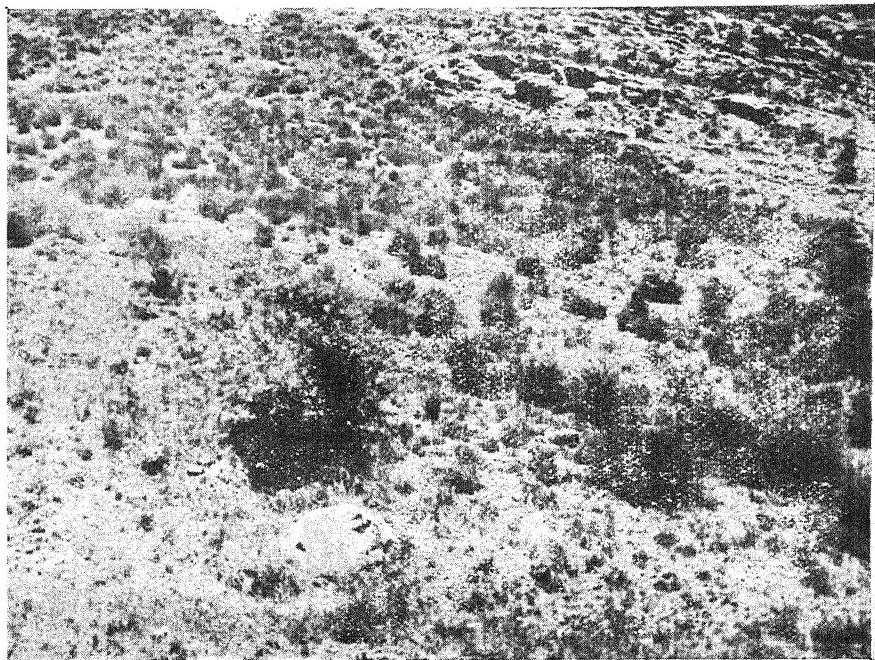


3. Plaine de Montmaur. 2<sup>e</sup> Plan, éperon des Candillons à gauche, Crénée du Mont devant Veynes à droite. 3<sup>e</sup> Plan, Hêtre mixte (reboisée de Pins silvestres et à crochets) de Tresaubenc à gauche et des Minches à droite ; au fond du Cañon de Sigousto : le chevalet et les Pierriers d'Aurouze (cuvette des Sauvas).

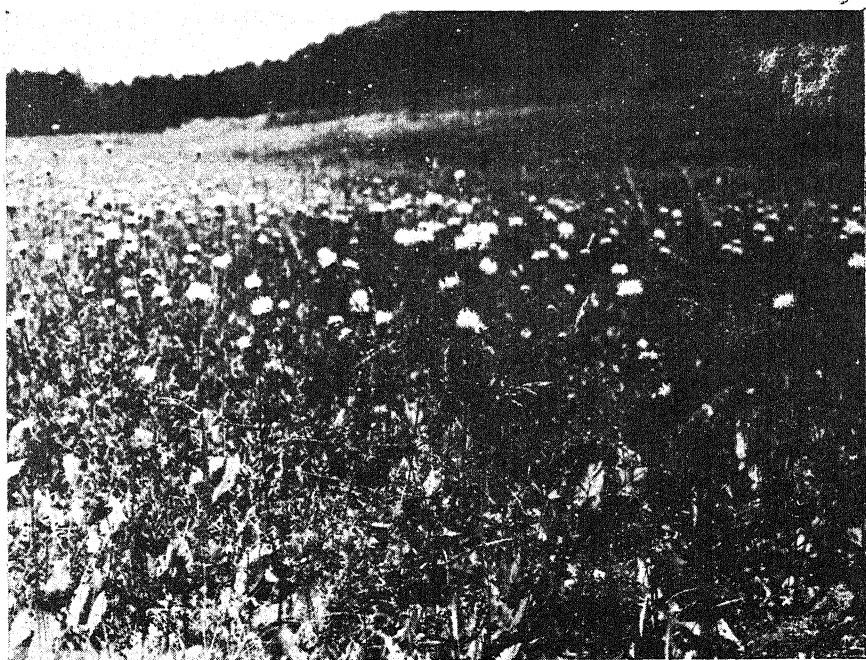


4. Consociation à *Festuca violacea* entre Samarcoux (à droite) et le glacier des Narrites 2440 m. Laprat et l'Obiou en 3<sup>e</sup> plan.



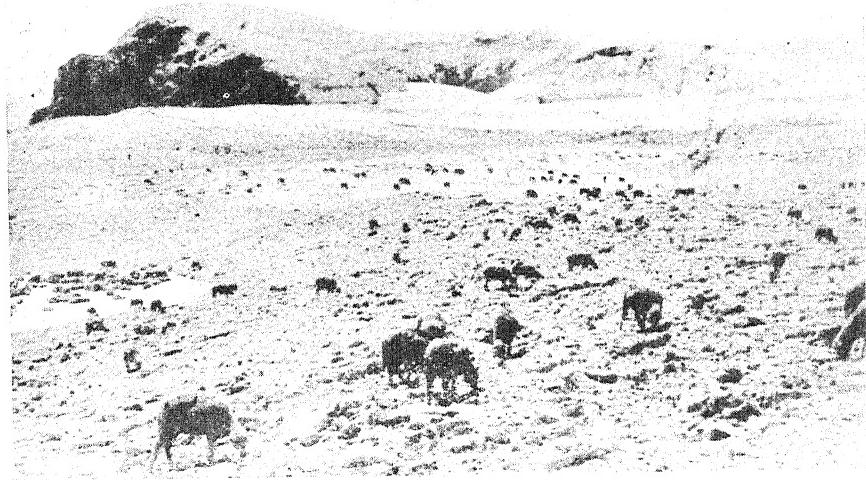


5. Bas éboulis du défilé des Baumes envahi par la Consociation à *Lasiagrostis Calamagrostis* et *Bromus erectus*.

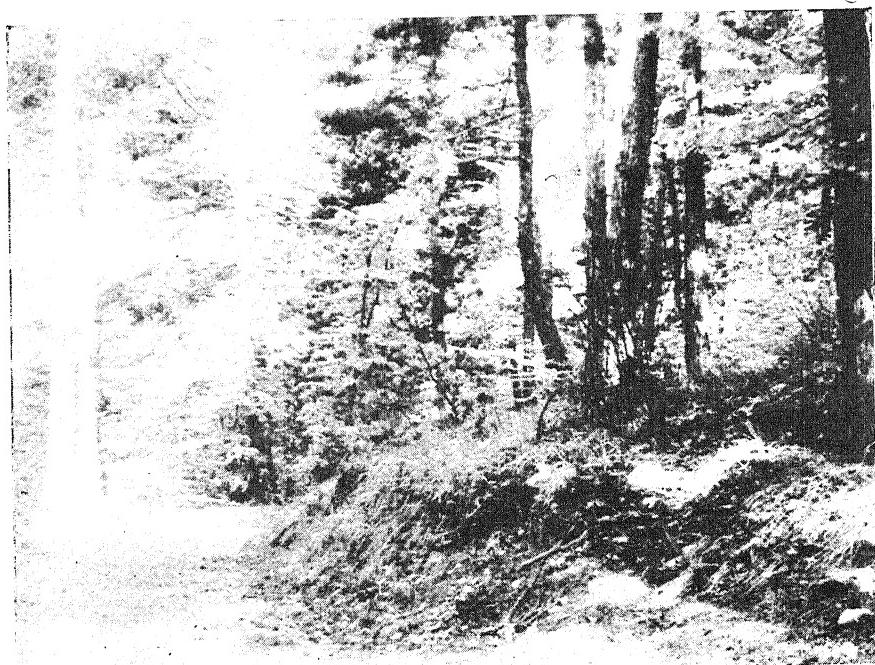


6. Sagne de la grande Prairie des Sauvas. Société de *Serratula heterophylla* parmi *Carex* spec., *Trollius europenus*, *Geum rivale*.





7. Moutons en maraude sur le plateau de Bure (consociation à *Salix herbacea*). Au fond à gauche, Pic de Paul.



8. Hêtraie mixte (plantée de Pins silvestres) sur bauque à *Bromus erectus* et *Genista cinerea* de Trésaubenc.

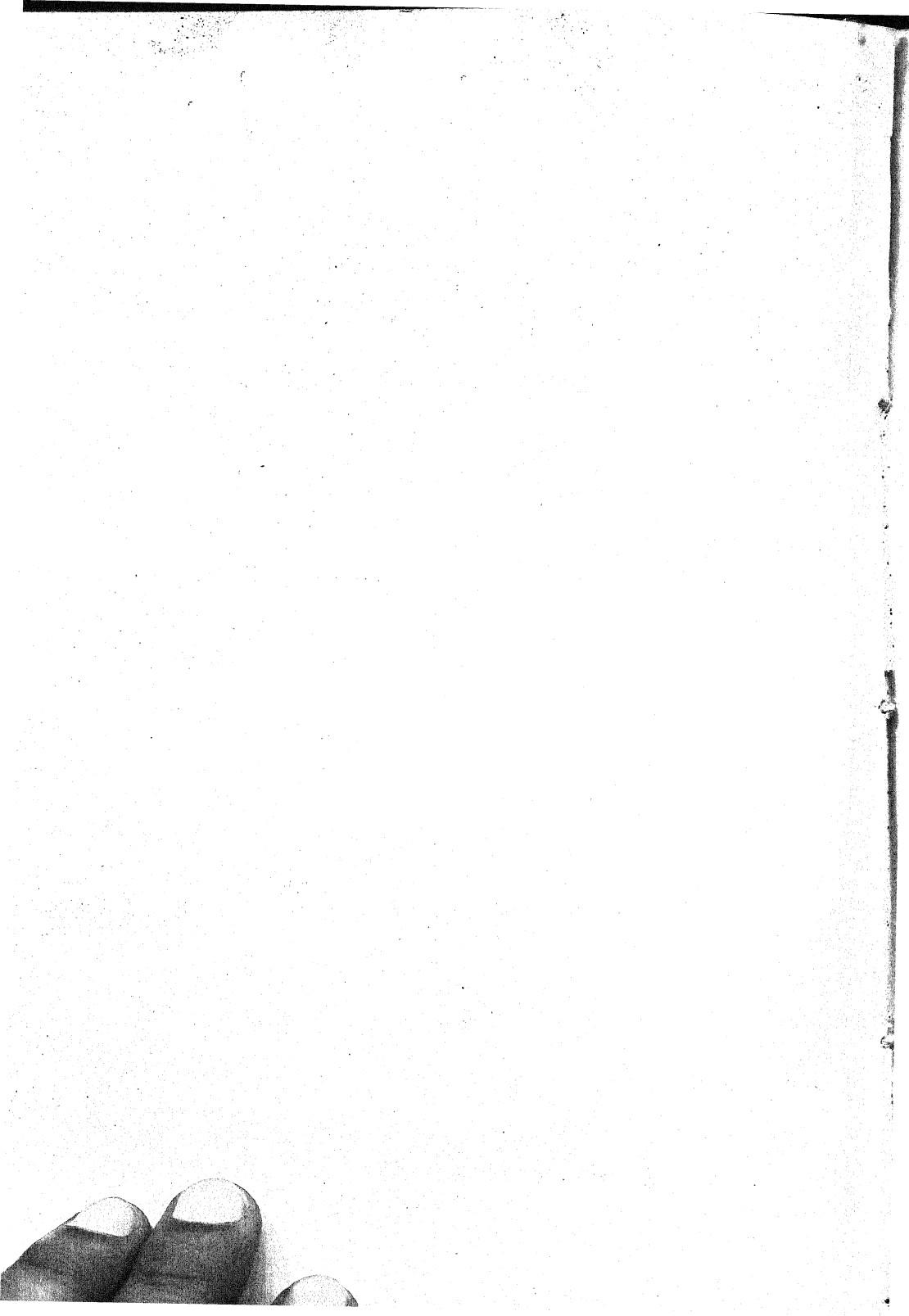




9. Saussaie dans le lit de Labeoux envahie par *Pinus silvestris* aux étroits de la Cluse. 2<sup>e</sup> plan, cône de déjection du Rabieux ; au fond : bauque à *Bromus erectus*.



10. Moyen Rif de Lauzon à la Froidière. A gauche, cultures et bauques de la Montagne. A droite, cultures et bauques du Lançon. 2<sup>e</sup> plan à gauche, Pins du Bourget. A droite, pied de Tresaubenc, pins silvestres mêlés de Hêtres au sommet. Au fond, la Pinée de l'Ongle, pierriers du Serre long, rochers du Pic de Paul. A gauche, Crête des Pergers dominant les Pierriers de la Volua.



# ACTION DU MILIEU EXTÉRIEUR SUR LE MÉTABOLISME VÉGÉTAL

I. — LE MÉTABOLISME DES SUBSTANCES AZOTÉES  
CHEZ UNE PLANTE LIGNEUSE DÉVELOPPÉE EN  
ATMOSPHÈRE CHAUDE ET HUMIDE.

par M. Raoul COMBES

En 1882 J. COSTANTIN (1) faisait paraître le premier grand travail inaugurant l'étude expérimentale de l'influence du milieu extérieur sur la morphogénèse chez les végétaux supérieurs. Il y montrait quelles variations profondes subissent l'aspect extérieur et surtout la structure interne des tiges normalement aériennes de nombreuses espèces phanérogames lorsqu'on les oblige à se développer sous le sol. Quelques années plus tard (2), il entreprenait une étude comparable sur l'influence morphogène du milieu aquatique. En 1887, Gaston BONNIER (3) commençait à publier les résultats de ses recherches sur l'action du climat alpin et orientait plusieurs de ses élèves dans cette même voie de l'étude expérimentale de l'influence du milieu sur la forme végétale. Ainsi était commencé tout un nouveau chapitre de la Phytobiologie, celui de la Morphogénie expérimentale. Depuis cette époque, et grâce surtout à l'activité de Gaston BONNIER et de ses élèves, cette partie de la Biologie végétale s'est considérablement développée ; une multitude de faits ont été accumulés qui enrichissent notablement nos

(1) J. COSTANTIN. — Etude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones. (*Annales des Sciences Naturelles*, 6<sup>e</sup> série, *Botanique*, 16, pp. 5-176, 1882).

(2) J. COSTANTIN. — Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. (*Annales des Sciences Naturelles*, 6<sup>e</sup> série, *Botanique*, 19, pp. 287-331, 1884).

(3) Gaston BONNIER. — Note sur des cultures comparées des mêmes espèces à diverses altitudes (*Bulletin de la Soc. Bot. de France*, 34, p. 467, 1887).

connaissances sur le degré de plasticité des organismes végétaux et sur l'action morphogène des divers constituants du milieu, radiations thermiques, radiations lumineuses, eau de l'air et du sol, espèces chimiques diverses offertes aux racines ou à l'appareil aérien, etc...

Il nous est maintenant possible de prévoir, dans une certaine mesure, quelle peut être la variation de la forme générale d'un organisme végétal et celle de la structure de ses divers tissus lorsque cet organisme est mis dans l'obligation de se développer en un milieu déterminé, plus ou moins différent de son milieu normal. Nous sommes par contre beaucoup moins renseignés sur le mécanisme intime des variations qui se produisent. Nous connaissons la relation existant entre le milieu et la forme ; nous savons que tel milieu provoque l'apparition de telle forme, mais nous ignorons le plus souvent par quels processus le milieu influe sur la morphogénèse, nous sommes incapables d'indiquer quelles sont les causes déterminantes immédiates des structures morphologiques que nous observons. Etant donnés deux éléments du fonctionnement vital, structure spécifique normale et milieu normal, nous pouvons le plus souvent déterminer cet autre élément que sera la structure dans un milieu donné, plus ou moins différent du milieu normal, mais nous ignorons tout ce qui se passe entre l'action de ce milieu donné et la réaction morphogène, nous savons seulement qu'il n'y a pas là de relation directe.

Le milieu agit directement sur l'entrée et la sortie de la matière et de l'énergie puisque c'est lui qui fournit matière et énergie. Il agit déjà moins directement sur la répartition, à l'intérieur de l'organisme, de la matière et de l'énergie qui y sont entrées, moins directement encore sur le fonctionnement métabolique qui met en œuvre ces dernières dans la substance vivante ; quant à l'action du milieu sur la morphogénèse, elle est plus lointaine encore, puisque la construction des formes n'est que le résultat du fonctionnement métabolique, la conséquence directe des phénomènes d'anabolisme et de catabolisme, de la mise en place des substances élaborées ou de l'élimination de substances préalablement désintégrées.

Pour parvenir à préciser le mécanisme de l'action morphogène exercée sur la cellule ou sur l'organisme par le milieu ambiant, c'est donc toute cette série d'actions qu'il faudrait essayer de connaître,

toute cette chaîne de phénomènes, déterminants les uns des autres, qui relient l'action du milieu à la réaction morphogène.

Des fragments de cette chaîne sont déjà connus. On sait comment certains éléments du milieu interviennent sur l'absorption, sur la circulation et sur l'élimination de l'eau, sur quelques phénomènes métaboliques tels que photosynthèse et respiration, mais ce sont là des données très fragmentaires qui ne permettent pas une étude synthétique complète de l'action du milieu.

Certains faits d'ordre métabolique, découverts au cours de ces dernières années, ont cependant permis, dans quelques cas, des interprétations très remarquables du déterminisme de l'action morphogène. C'est ainsi que Marin MOLLIARD (1), étudiant en 1907 l'influence que peut exercer sur la forme la teneur des tissus en sucres divers, parvint à définir le déterminisme de toute une série de variations morphologiques connues. Il montra, par exemple, que lorsqu'on oblige des plantes supérieures à absorber des sucres en quantités assez considérables, l'accumulation de ces sucres dans les tissus a pour conséquence de provoquer de multiples modifications dans la structure morphologique de ces derniers : les cellules palissadiques se différencient en plus grande quantité dans les feuilles, les tubes libériens apparaissent plus nombreux dans toute la plante, etc. Or, on savait que les éclaircements intenses, aussi bien que la sécheresse de l'air, provoquaient des modifications de structure de même nature. MOLLIARD rapprochant ces deux séries de faits, en tire la conclusion que les éclaircements intenses et la sécheresse de l'air modifient la substance des tissus en augmentant sa teneur en sucres et, par ce processus d'ordre chimique, provoquent la multiplication du tissu palissadique et la différenciation active des tubes libériens.

C'était là en quelque sorte aborder le problème du mécanisme d'action du milieu sur la morphogénèse par la méthode synthétique. L'expérimentateur modifiait la composition chimique des tissus en y introduisant des substances déterminées — des sucres — en proportions variées, et il observait les conséquences morphologiques

(1) Marin MOLLIARD. — Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (Etude d'anatomie expérimentale). (*Revue générale de Botanique*, 19, pp. 241-291, 329-391, 1907).

de la modification chimique réalisée. Constatant, d'autre part, la similitude existant entre ces dernières et les résultats morphologiques de l'action exercée par certaines conditions du milieu extérieur — éclairement intense, sécheresse de l'air — il en déduisait que ces facteurs du milieu devaient intervenir dans la morphogénèse en y provoquant l'accumulation de substances chimiques semblables à celles introduites expérimentalement.

L'application de cette méthode synthétique a déjà fourni de précieux renseignements sur les relations qui unissent le métabolisme, d'une part à l'action du milieu, d'autre part à la morphogénèse.

Il est permis de penser que l'application de la méthode analytique ne serait pas moins féconde et pourrait aider à résoudre certains des problèmes qui demeurent actuellement sans solution.

L'utilisation de la méthode analytique pour l'étude des questions qui nous occupent consiste à déterminer par l'analyse les modifications que provoque le changement de milieu dans les différentes manifestations de l'activité métabolique. Des individus de même espèce étant cultivés dans des conditions de milieu différentes — conditions d'éclairement, de température, d'état hygrométrique, etc. — il s'agit de préciser comment s'effectue, dans ces différents cas, le travail chimique dont les tissus sont le siège, d'établir comment se réalisent, qualitativement et quantitativement, l'absorption de la matière et de l'énergie, la genèse des principaux constituants de la matière végétale, glucides, protides, lipides, la genèse des espèces chimiques d'importance physiologique apparente moindre, acides organiques, tannins, essences, alcaloïdes, de rechercher ce que sont la respiration, la transpiration, et d'une façon générale toutes les parties de l'activité métabolique végétale.

Lorsque l'on connaîtra mieux les conséquences directes de l'action du milieu sur la matière végétale — conséquences métaboliques — et ses conséquences lointaines — conséquences morphologiques — il deviendra possible d'établir plus facilement le déterminisme de la morphogénèse ; on pourra dans beaucoup de cas indiquer par quelle succession de phénomènes métaboliques le changement de telle condition du milieu extérieur parvient à provoquer telle modification de la forme.

Cette étude de l'influence qu'exercent les multiples facteurs

constituant le milieu extérieur sur le métabolisme végétal nécessitera naturellement un effort considérable. C'est là une œuvre qui exigera beaucoup de temps et un travail d'expérimentation notamment plus délicat que celui qui consiste à enregistrer les seules variations morphologiques résultant de l'action des divers milieux. Suivre les répercussions d'un facteur extérieur sur les phénomènes qu'il influence directement, puis sur les diverses parties du métabolisme qui succèdent à ces phénomènes, nécessite l'application de toute une série de techniques plus ou moins compliquées. Les difficultés que présentent ces problèmes ne doivent cependant pas faire renoncer à en aborder l'étude. Il s'agit là de questions biologiques d'un grand intérêt où l'expérimentation, même limitée à des points très restreints, peut fournir sans tarder des résultats importants. Nos connaissances relatives au déterminisme de la morphogénèse ne sont pas les seules qui soient susceptibles de bénéficier des efforts dirigés dans cette voie : d'autres parties de la Phytobiologie s'y trouvent aussi directement intéressées.

En 1913, dans sa « *Mécanique* » de la vie, Félix LE DANTEC écrivait :

« Le biologiste qui a compris la nature propre du phénomène « vital sait bien que ce qui se passe, à un moment donné, dans un « être vivant, résulte de la structure actuelle de cet être vivant et de « l'attitude que lui impose à ce moment précis le monde extérieur ; « c'est ainsi que se définit le fonctionnement (1) ».

Et plus loin, prenant une amibe comme exemple d'organisme vivant :

« Il est donc bien certain que, si B, milieu, intervient indubitablement dans la fabrication naturelle du corps de l'amibe, on « peut en dire autant, sans hésiter, du facteur structure que nous « appelons A. On doit même dire que le facteur A est plus important « que le facteur B, puisque, quel que soit le milieu, pourvu que « l'amibe reste vivante, nous la reconnaissions quand nous sommes « assez avertis (2) ».

Dans quelle mesure le rôle joué dans le fonctionnement vital

(1) Félix LE DANTEC. — La « *Mécanique* » de la vie, page 31. Flammarion, Paris, 1913.

(2) Félix LE DANTEC. — La « *Mécanique* » de la vie, p. 82.

par le facteur structure de la matière vivante est-il supérieur au rôle joué par le facteur milieu ? La différence d'importance des deux facteurs est certainement très grande chez les diverses sortes d'organismes végétaux, mais nous ne possédons actuellement pour l'appréhender que les résultats de l'étude des propriétés morphogènes des différents milieux et ceux relatifs à l'influence de ces milieux sur quelques formes de l'activité physiologique. Il y a tout lieu de penser que l'étude de l'action exercée par les conditions extérieures de développement sur les autres formes de cette activité, et en particulier sur les multiples manifestations métaboliques des organismes végétaux réunirait des documents de grand intérêt en ce qui concerne l'appréciation exacte du rôle joué respectivement par le milieu et par la matière vivante dans le fonctionnement vital ; « le milieu « dirige l'activité individuelle des êtres... C'est l'animal qui *fonctionne*, mais c'est le milieu qui dirige le *fonctionnement* » écrivait encore Félix LE DANTEC dans l'ouvrage cité plus haut. Pour déterminer en quoi consiste cette direction du fonctionnement animal ou végétal attribuée au milieu, il faut préciser comment les changements de milieux retentissent sur les diverses parties du fonctionnement, non seulement sur celles qui réalisent les formes mais aussi sur celles qui préparent cette réalisation ; dans cet ordre d'idées, il faut compléter ce que nous savons déjà de l'influence de certains facteurs extérieurs sur la photosynthèse, la respiration, la transpiration, par l'étude de l'action qu'exercent ces facteurs sur l'absorption des divers éléments minéraux et sur l'élaboration des multiples constituants de la matière végétale.

Aux nombreux documents réunis depuis cinquante ans par les physiologistes dans le grand chapitre de la Morphogénie expérimentale doivent donc être adjointes toute une série de données nouvelles montrant comment le fonctionnement biochimique est modifié par la variation expérimentale du milieu extérieur ; l'ensemble de ces données constituera un autre chapitre de la Phytobiologie que l'on pourrait intituler Biochimie expérimentale.

Les résultats réunis dans ce premier travail sont relatifs à l'influence qu'exerce le milieu chaud, humide et à faible éclairement, réalisé dans les serres chaudes, d'une part sur le métabolisme azoté d'une plante ligneuse et d'autre part sur son évolution morphologique.

J'ai dirigé mes recherches en premier lieu vers le métabolisme azoté parce que cette partie de l'activité chimique des organismes aboutit à la production de constituants qui prennent part en proportion dominante à la formation de la matière vivante végétale.

Dans une précédente série de recherches, où j'examinais certains aspects de la question du forçage des végétaux, j'étais amené à étudier l'influence des conditions réalisées dans les serres chaudes sur le début de la période active de végétation chez le Hêtre (1). J'ai repris mon expérimentation en l'étendant à plus d'une année de développement : et ce sont les résultats ainsi obtenus que je vais exposer ici.

Le 9 février 1930, deux cent vingt pieds de Hêtre âgés de cinq ans sont arrachés en bordure de la forêt de Hez (Oise), dans une pépinière entretenue depuis plusieurs années pour approvisionner mon laboratoire. Quelques-uns sont réservés pour être analysés immédiatement après l'arrachage, le reste est divisé en deux lots qui sont replantés le lendemain à l'École nationale d'Horticulture de Versailles, l'un dans une serre maintenue à une température comprise entre 20° et 25° où l'atmosphère demeure constamment très humide, l'autre en plein air où les plantes se trouvent exposées aux variations de température et d'humidité de notre climat.

Des récoltes sont faites d'abord tous les quinze jours, puis ensuite un peu moins fréquemment, tous les mois environ, dans les deux lots de plantes. La tige principale et la racine de chaque plante récoltée sont laissées de côté et les analyses ne portent que sur les ramifications de la tige principale pourvues de leurs bourgeons. Dans ces rameaux, les bourgeons sont séparés des axes, puis les matières protéiques d'une part et les substances azotées solubles d'autre part sont dosées dans les deux sortes d'organes.

Après l'ouverture des bourgeons, ces derniers donnent naissance plus ou moins rapidement à des tiges pourvues de feuilles ; dans le tableau qui suit, les résultats relatifs aux bourgeons expriment, pour les premières récoltes la teneur en azote des bourgeons encore fermés, puis celle des bourgeons en voie d'éclosion, enfin

(1) R. COMBES. — Contribution à l'étude biochimique du forçage des plantes ligneuses. (*Revue générale de Botanique*, 65, p. 133, 1933.)

plus tard celle des bourgeons ayant produit des tiges de plus en plus développées et pourvues de feuilles. Cette façon d'exprimer les résultats permet de suivre l'évolution de la matière azotée au cours de l'évolution des bourgeons depuis le moment où ils sont encore en vie ralenties jusqu'à l'époque où ils se sont transformés en rameaux feuillés porteurs eux-mêmes de nouveaux bourgeons.

L'éclosion des bourgeons a commencé, à la température de 20°-25°, le 8 mars, et, en plein air, 50 jours plus tard, le 27 avril. Dans les deux cas, l'éclosion de la plus grande partie des bourgeons s'est trouvée réalisée en quelques jours.

Pendant toute leur durée, les feuilles développées en serre ont présenté une teinte verte plus vive que celles de plein air.

Le jaunissement des feuilles a commencé, chez les individus cultivés en plein air, le 3 octobre ; le 3 novembre le jaunissement était complet, les nervures seules présentant encore quelques parties vertes. Déjà des taches brunes apparaissaient sur la plupart des limbes, et à l'extrémité des rameaux quelques feuilles étaient tombées. A cette époque les plantes cultivées en serre chaude avaient encore toutes leurs feuilles entièrement vertes.

Le 20 décembre, chez les Hêtres de plein air, presque toutes les feuilles sont tombées après avoir bruni. C'est seulement alors que l'intensité de la teinte verte commence à décroître très faiblement chez les feuilles des Hêtres de serre chaude. Un mois plus tard, le jaunissement a fait peu de progrès. En février, le jaunissement est encore très faible. En mars, les régions jaunes sont un peu plus étendues mais les parties vertes dominent encore nettement. Du 6 au 15 mars, quelques-uns des nouveaux bourgeons éclosent et se développent rapidement tandis que tous les autres demeurent en vie ralenties.

C'est seulement dans les premiers jours d'avril que les feuilles développées sur les plantes de serre chaude plus d'un an auparavant, au début de mars, commencent à tomber. Elles ont donc vécu treize mois tandis que les feuilles des plantes de plein air n'ont duré que sept mois.

Dans les semaines qui suivent, chez les plantes de serre chaude, les bourgeons éclosent les uns après les autres. Tandis que l'année précédente, chez les individus n'ayant subi qu'un mois de séjour en serre, l'éclosion de tous les bourgeons s'était produite presque en

même temps, en quelques jours; chez les plantes maintenues en serre pendant plus d'un an, les bourgeons s'ouvrent successivement; deux mois après l'éclosion des premiers, la plupart se trouvent encore en vie ralenties, et beaucoup ne s'ouvriront jamais. J'ai déjà insisté antérieurement (1) sur cette irrégularité d'entrée en vie active des bourgeons chez les plantes ayant subi un long séjour en serre chaude.

Les résultats relatifs aux dosages de l'azote protéique et des substances azotées solubles sont réunis dans le tableau ci-dessous. Les quantités trouvées, représentées en grammes d'azote, sont rapportées à 100 gr. de substance sèche d'organe.

A partir du moment où les feuilles tombèrent chez les Hêtres maintenus en plein air, il devenait impossible de continuer à comparer les pousses nées des bourgeons dans les deux lots de plantes puisque chez les Hêtres développés en serre chaude les feuilles étaient encore vertes et adhérentes aux rameaux. Au lieu d'analyser l'ensemble de chaque pousse née d'un bourgeon (comprenant l'axe, les nouveaux bourgeons et les feuilles lorsqu'elles existaient) on a fait porter les dosages séparément sur les axes, sur les nouveaux bourgeons portés par ces derniers, et enfin, lorsqu'il y avait lieu, sur les feuilles accompagnant ces bourgeons.

DATES DES RÉCOLTES	ORGANES	HÊTRES EN PLEIN AIR			HÊTRES A 20°-25°		
		Azote protéiq.	Azote soluble	P S (2)	Azote protéiq.	Azote soluble	P S
9-2-30...	Bourgeons ...	1,096	0,223	4,95	"	"	"
	Tiges .....	0,976	0,321	3,05	"	"	"
24-2-30...	Bourgeons ...	1,179	0,182	6,54	1,178	0,189	6,23
	Tiges .....	0,957	0,222	4,30	1,019	0,293	3,47
10-3-30...	Bourgeons (3)	1,157	0,192	6,02	1,195	0,248	4,81
	Tiges .....	0,935	0,236	4,01	0,918	0,371	2,71
24-3-30...	Bourgeons (4)	1,219	0,153	7,97	2,909	0,352	8,26
	Tiges .....	0,996	0,272	3,67	0,884	0,406	2,17
7-4-30...	Bourgeons (5)	1,182	0,195	6,05	2,616	0,220	11,89
	Tiges .....	0,970	0,400	2,42	0,884	0,424	2,08

(1) R. COMBES. — Mémoire cité.

(2) Rapport de la quantité d'azote protéique à la quantité d'azote soluble.

(3) Bourgeons encore fermés chez les Hêtres de plein air et élos chez les Hêtres de serre chaude.

(4) Bourgeons fermés chez les Hêtres de plein air et déjà très développés chez les Hêtres de serre chaude.

(5) Bourgeons fermés chez les Hêtres de plein air, ayant donné chez les Hêtres de serre chaude de jeunes tiges dont les feuilles sont en train de se déplier.

29-4-30..	Bourgeons (1)	2,743	0,360	7,61	2,459	0,169	14,55
	Tiges .....	0,861	0,301	2,86	0,867	0,412	2,10
12-5-30..	Pousses feuillées.	2,841	0,511	5,55	2,292	0,225	10,18
	Tiges .....	0,749	0,381	2,26	0,867	0,549	1,57
27-5-30..	Pousses feuillées.	2,196	0,119	18,45	2,179	0,172	12,66
	Tiges .....	0,700	0,164	4,26	0,761	0,304	2,50
10-6-30..	Pousses feuillées.	1,995	0,080	24,93	2,102	0,113	18,60
	Tiges .....	0,612	0,130	4,70	0,676	0,287	2,35
5-7-30..	Pousses feuillées.	2,011	0,147	13,68	2,056	0,222	9,26
	Tiges .....	0,546	0,114	4,79	0,619	0,314	1,97
23-7-30..	Pousses feuillées.	1,788	0,174	10,26	2,111	0,136	15,42
	Tiges .....	0,592	0,229	2,58	0,599	0,294	2,03
30-8-30..	Pousses feuillées.	1,612	0,175	9,18	2,163	0,157	13,77
	Tiges .....	0,622	0,264	2,35	0,695	0,270	2,57
3-10-30..	Pousses feuillées.	1,362	0,146	9,30	1,946	0,221	8,79
	Tiges .....	0,691	0,219	3,15	0,723	0,385	1,87
3-11-30..	Pousses feuillées.	1,296	0,176	7,35	1,905	0,132	14,36
	Tiges .....	0,817	0,272	3,00	0,770	0,367	2,09
22-11-30..	Pousses feuillées (2)	1,104	0,187	5,90	1,553	0,215	7,20
	Axes.....	1,127	0,308	3,65	0,831	0,346	2,40
	Bourgeons.	1,350	0,213	6,33	1,299	0,234	5,53
	Feuilles ...	0,989	0,120	8,22	1,884	0,165	11,37
	Tiges .....	0,957	0,322	2,97	0,667	0,124	5,36
20-12-30..	Pousses moins les feuilles (3)	1,201	0,313	3,83	1,031	0,204	5,03
	Axes.....	1,148	0,328	3,50	0,828	0,194	4,26
	Bourgeons.	1,288	0,288	4,46	1,275	0,217	5,85
	Feuilles ...	"	"	"	1,739	0,155	11,17
	Tiges .....	0,829	0,311	2,66	0,681	0,234	2,91

(1) Bourgeons éclos chez les Hêtres de plein air, développés en longues pousses feuillées chez ceux de serre chaude.

(2) A cette époque, les pousses feuillées de l'année chez les Hêtres développés en serre chaude sont encore comparables à celles des Hêtres cultivés en plein air : les deux séries d'organes étant encore pourvus de leurs feuilles ; toutefois, les feuilles des premières sont encore vertes tandis que celles des secondes sont déjà brunes et sur le point de tomber. Les chiffres correspondant aux « Pousses feuillées » sont relatifs à l'ensemble des organes constituant ces pousses et les trois lignes de chiffres situées au-dessous sont relatifs à chacun de ces organes.

(3) A cette époque, les pousses de l'année chez les Hêtres cultivés en plein air ont perdu leurs feuilles. On ne peut donc plus comparer à ces dernières, chez les Hêtres de serre chaude, que les pousses dont on a enlevé les feuilles. Ce sont ces résultats qui figurent sur la première ligne. Sur les deux lignes suivantes

17-1-31..	Pousses moins les feuilles	1,322	0,395	3,34	1,210	0,376	3,21
	Axes.....	1,248	0,553	2,25	1,018	0,444	2,29
	Bourgeons.	1,373	0,285	4,81	1,445	0,293	4,92
	Feuilles .....	"	"	"	1,836	0,178	10,31
	Tiges .....	0,852	0,353	2,41	0,879	0,506	1,73
14-2-31..	Pousses moins les feuilles.	1,336	0,260	5,12	1,106	0,295	3,75
	Axes.....	1,165	0,278	4,20	0,836	0,291	2,87
	Bourgeons.	1,505	0,244	6,15	1,517	0,300	5,04
	Feuilles .....	"	"	"	1,596	0,159	10,00
	Tiges .....	0,871	0,211	4,11	0,779	0,495	1,57
14-3-31..	Pousses moins les feuilles.	1,302	0,483	2,69	1,247	0,606	2,05
	Axes.....	1,185	0,616	1,92	1,014	0,630	1,60
	Bourgeons.	1,432	0,334	4,28	1,770	0,553	3,20
	Feuilles .....	"	"	"	1,737	0,252	6,88
	Tiges .....	0,948	0,607	1,56	0,925	0,679	1,36
13-4-31..	Pousses sans feuilles (1).	1,233	0,579	2,12	1,807	0,453	3,98
	Axes.....	1,089	0,705	1,54	0,831	0,388	2,13
	Bourgeons (2)	1,430	0,406	3,52	2,537	0,501	5,06
	Tiges .....	1,007	0,651	1,54	0,795	0,527	1,50

L'examen de ces résultats permet de retrouver différents faits mis en évidence dans mes recherches antérieures ; il conduit de plus à des constatations nouvelles relatives aux modifications que subit le métabolisme des substances azotées chez le Hêtre sous l'action du milieu particulier réalisé dans la serre chaude, milieu caractérisé à la fois par une température élevée et constante, par une teneur également élevée et constante de l'atmosphère en vapeur d'eau et par un éclairement faible. Je ne reviendrai pas ici sur les premiers et m'occuperai seulement des seconds.

Les constatations les plus intéressantes sont relatives aux variations que subit le rapport de la quantité d'azote protéique à la quantité d'azote soluble contenue dans les tissus des bourgeons au cours du développement du Hêtre, d'une part en plein air, d'autre part en serre chaude. Les courbes ci-dessous (fig. 1 et 2), qui

se trouvent les résultats relatifs à chacun des organes qui constituent ces pousses, axes et bourgeons. Enfin, sur la quatrième, sont indiqués les résultats relatifs aux feuilles portées par les pousses des Hêtres de serre.

(1) A cette époque, les feuilles viennent de tomber chez les Hêtres cultivés en serre chaude.

(2) Tous les bourgeons sont encore fermés chez les Hêtres maintenus en plein air, tandis qu'une partie des bourgeons sont en voie de développement chez les Hêtres cultivés en serre chaude.

traduisent ces variations d'après les résultats contenus dans le tableau précédent, mettent particulièrement bien en évidence les faits importants.

La courbe de variation du rapport P/S pour les jeunes Hêtres cultivés en plein air est de même forme que celle à laquelle ont

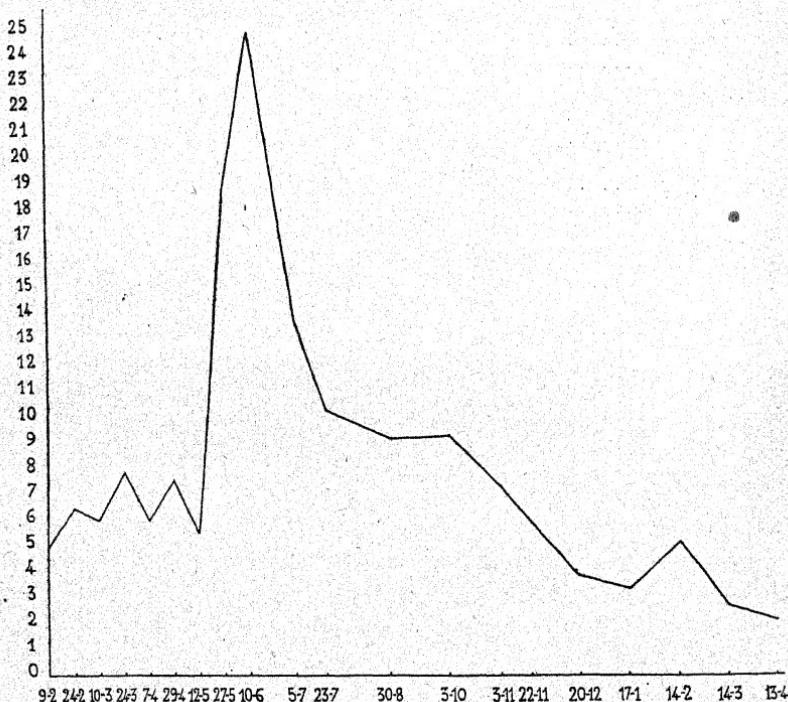


Fig. 1. — Courbe de variation du rapport P/S dans les bourgeons de Hêtres développés en plein air.

abouti les recherches que j'ai effectuées en 1929 (1) sur la même plante en collaboration avec Marius PINEY. Elle est caractérisée par une grande dénivellation, unique dans l'année, correspondant au début du développement des bourgeons en feuilles. Dans ces recherches de 1929, nous avions fait porter une partie de nos dosages

(1) R. COMBES et M. PINET. — Protéolyse et protogénèse chez les plantes ligneuses au début de la période active de végétation. (*C. R. Acad. des Sciences*, T. 188, p. 79, 1929). Protéolyse et protogénèse chez les plantes ligneuses au cours de l'été et de l'automne. (*C. R. Acad. des Sciences*. T. 189, p. 942, 1929).

sur les feuilles seules ; cette fois j'ai dosé les deux formes d'azote, comme il a déjà été précisé plus haut, non dans les feuilles isolées mais dans tout ce qui résulte du développement des bourgeons, axes et feuilles ; toutefois la courbe demeure à peu près la même : ascension brusque aussitôt après l'élosion des bourgeons, en mai, maximum au milieu de juin, puis chute rapide au cours des semaines qui suivent. L'ascension traduit une protégénèse active qui corres-

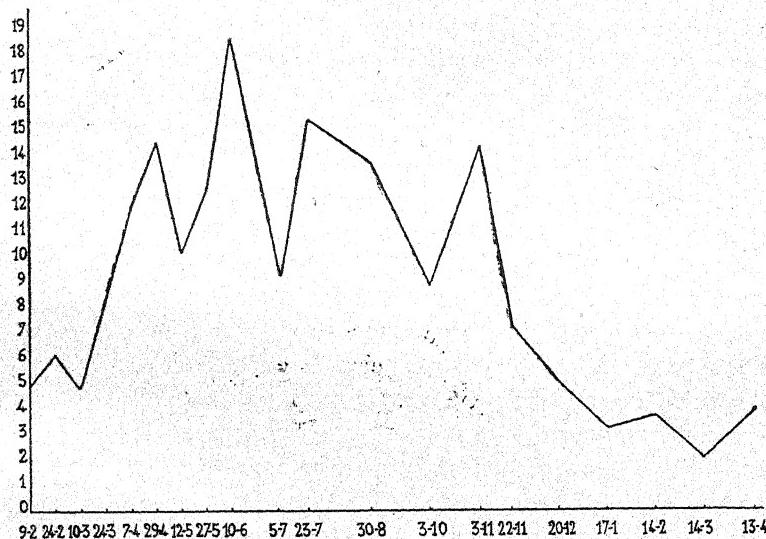


Fig. 2. — Courbe de variation du rapport P/S dans les bourgeons de Hêtres développés en atmosphère maintenue constamment chaude et humide.

pond à l'élaboration, rapide à ce stade, des protéides constitutifs des jeunes tissus ; la chute est due à la fois au ralentissement de la protégénèse, à la prédominance des phénomènes de protéolyse et à l'afflux des substances azotées solubles, actions qui ont toutes trois pour résultat l'accumulation de ces dernières substances dans les tissus.

L'augmentation rapide du rapport P/S est due à la disparition, devenant presque complète le 10 juin, des substances azotées solubles, beaucoup plus qu'à une accumulation particulièrement active de l'azote protéique. Le maximum d'activité des phénomènes de protégénèse se produit en effet entre le 7 et le 29 avril, période au cours de laquelle la courbe de variation du rapport P/S ne présente

que de faibles dénivellations, les bourgeons s'enrichissant aussi vite en azote soluble qu'en azote protéique. L'augmentation rapide du rapport P/S ne se produit qu'un peu plus tard, entre le 12 mai et le 10 juin, et elle correspond exactement à une chute importante de la teneur des tissus en substances azotées solubles allant presque jusqu'à l'épuisement de ces derniers.

Cette grande dénivellation de la courbe de variation du rapport P/S, unique au cours de l'année, chez le Hêtre développé en plein air dans les conditions normales réalisées dans nos régions, est la caractéristique de cette courbe ; les autres variations sont négligeables.

Il en va tout autrement chez les individus développés dans des conditions de milieu plus stables, à une température plus élevée, dans une atmosphère plus humide, à une lumière moins intense. La courbe de variation du rapport P/S, au lieu de ne comporter qu'une seule grande dénivellation annuelle à sommet unique très élevé, en présente quatre à maxima de valeur moindre. Chacun de ces quatre sommets correspond à un minimum dans la teneur des tissus en azote soluble. Chez les Hêtres développés en serre chaude comme chez ceux développés en plein air, lorsque le rapport P/S subit une augmentation notable, cette dernière est donc toujours due à l'épuisement des tissus en substances azotées solubles, mais chez les premiers, ce phénomène se produit quatre fois au cours de l'année et il s'y montre moins accentué que chez les seconds où il n'a lieu qu'une fois.

Les résultats des dosages effectués sur les feuilles récoltées de novembre à mars permettent une autre constatation : tandis que les feuilles des Hêtres développés en plein air se vident d'une grande partie de leurs substances azotées avant de se détacher — leurs tissus ne contiennent plus alors que 1,109 % d'azote — celles des Hêtres développés en serre chaude en renferment encore une proportion très élevée peu de temps avant la chute, 1,989 % le 14 mars. La teneur en azote des tissus de ces dernières feuilles ne varie d'ailleurs pas sensiblement au cours des quatre derniers mois de leur existence ; elle était en effet de 2,049 % le 22 novembre précédent. Le comportement des feuilles à la fin de leur vie, en ce qui concerne le métabolisme azoté, est donc tout à fait différent dans les deux conditions de développement considérées.

Je n'ai examiné ici qu'une partie très limitée du fonctionnement métabolique, mais déjà, dans cette première étude, les résultats obtenus font apparaître de profondes modifications de l'activité biochimique des tissus déterminées expérimentalement par le changement apporté dans les conditions normales du milieu extérieur. Une seule fois dans l'année, chez les plantes vivant normalement en plein air, les phénomènes de protégénèse prennent sur ceux de protéolyse ou d'afflux des substances azotées solubles une prédominance assez accusée pour vider presque complètement les tissus de ces dernières substances ; chez les plantes de serre chaude, le fait se reproduit à quatre reprises successives, échelonnées du 27 avril au 3 novembre, et il est moins complet. Ainsi, le rythme existant dans l'alternance de prédominance de la protégénèse et de prédominance de la protéolyse est complètement modifié, il est notablement accéléré.

On est tout naturellement amené à rapprocher ce changement de rythme, provoqué par le milieu dans une partie du métabolisme, du changement que ce même milieu détermine dans l'évolution morphologique des individus en expérience. Nous avons vu que les Hêtres soumis aux conditions de milieu réalisées en serre chaude ne développent plus leurs bourgeons en une seule fois au cours de l'année, comme les Hêtres de plein air ; chez eux, la période des éclosions de bourgeons, au lieu d'être limitée à quelques jours, à moins d'une semaine, s'étend à plusieurs mois et paraît devenir indéfinie. Le changement de rythme dans le métabolisme des substances azotées est donc accompagné d'un changement de rythme dans l'éclosion des bourgeons, phénomène où la nutrition azotée, et en particulier la protégénèse, joue un rôle essentiel ; il est permis de penser que les deux sortes de modifications provoquées par l'action du milieu ne sont pas dépourvues de rapports. L'étude de l'influence des conditions extérieures sur d'autres formes du fonctionnement métabolique apportera vraisemblablement de nouveaux résultats susceptibles d'éclairer ces rapports existant entre la biochimie des organismes et leur morphogénèse.

## OBSERVATIONS SUR QUELQUES GÉLIDIACÉES

par MM. J. FELDMANN et G. HAMEL

---

On sait que le genre *Gelidium* Lamour., tel que le comprenaient les anciens auteurs, était hétérogène et réunissait des espèces qui, identiques par leur port, leur aspect et leur consistance, différaient notamment entre elles soit par leur cystocarpe (*Pterocladia*), soit par la structure anatomique de leur fronde. Parmi ces dernières, certaines (*Gelidiopsis*) sont dépourvues de cellule initiale unique et n'appartiennent donc pas, comme les *Gelidium*, au type de Floridée à axe monosiphonné (Zentralfadentypus d'OLTMANNS), mais au contraire au type fastigié (Springbrunnentypus d'OLTMANNS). SCHMITZ, qui a découvert les cystocarpes, a montré que ce genre *Gelidiopsis* devait se placer à côté du genre *Ceratodictyon*, rangé actuellement par KYLIN dans la famille des Graciliariacées (O. des Gigartinales).

Parmi les Gélidiacées pourvues d'une cellule initiale unique, certaines diffèrent entre autres des vrais *Gelidium* par l'absence de rhizines intercellulaires : et l'un de nous a proposé de reprendre, pour ces espèces, le genre *Echinocaulon* Kützing, 1843. Malheureusement ce nom avait déjà été employé par SPACH en 1841 pour désigner un genre de Polygonacées. D'après les règles de la nomenclature, le genre *Echinocaulon* Kützing ayant un homonyme antérieur ne peut être conservé et nous proposons, pour le genre *Echinocaulon* Kützing non Spach, le nom nouveau de *Gelidiella*.

Dans ce présent travail nous passons en revue les différentes espèces de *Gelidiella*, en donnant la description d'une espèce nouvelle et en rapportant à ce genre l'*Acrocarpus lubricus* Kütz. Nous ajout-

terons quelques considérations sur le genre *Caulacanthus* qu'on range habituellement parmi les Gélidiacées ; nous étudierons enfin une Algue méditerranéenne : le *Gelidium miniatum* (Draparnaud) Kützing rangé à tort dans le genre *Gelidium* et qui nous paraît identique au *Wurdemannia setacea* Harv. des Antilles.

Nous saisissons cette occasion pour remercier Mme Dr. A. WEBER VAN BOSSE, M. le Dr F. BOERGESEN et M. le Pr V. SCHIFFNER qui ont eu l'amabilité de nous communiquer des échantillons.

### I. *GELIDIELLA* NOV. NOMEN

(= *Echinocaulon* (Kützing) Feldmann emend., non Spach)

Le genre *Gelidiella*, comme l'a montré l'un de nous (FELDMANN, 1931) comprend des Algues de taille petite ou moyenne, des mers chaudes, différant surtout des *Gelidium* par l'absence des rhizines intercellulaires. L'extrémité apicale des rameaux, atténuée en pointe, présente une grosse cellule initiale qui donne naissance, par des cloisons transversales, au tissu de la fronde. La partie centrale est constituée par des cellules allongées, associées en filaments longitudinaux ; ces cellules diminuent de longueur du centre vers la périphérie. Le filament central est, comme dans les *Gelidium*, généralement indistinct dans les frondes adultes ; dans le *Gelidiella pannosa* (fig. 2 E) il est cependant assez net. La partie externe de la fronde est constituée par une ou deux assises de petites cellules, pourvues de plusieurs chromatophores. La taille et la disposition des cellules corticales sont assez variables suivant les espèces : chez les *G. acerosa*, *G. rigidiuscula*, *G. nigrescens*, *G. setacea*, *G. myrioclada*, elles sont petites et irrégulièrement disposées comme chez les *Gelidium* ; elles sont, au contraire, disposées en files longitudinales chez les *G. pannosa*, *G. Bornetii*, *G. Sanctarum* et, à un moindre degré, chez les *G. ramellosa* et *G. lubrica*.

Chez le *G. lubrica*, on observe dans les plantes jeunes, vers l'extrémité des rameaux, des poils hyalins, unicellulaires, comparables à ceux décrits par ROSENVINGE dans de nombreuses familles de Floridées (fig. 5, D).

Les tétrasporanges sont tétraédriques, cruciés ou irrégulièrement divisés, et généralement réunis en stichidies bien différencierées

qui diffèrent des ramules tétrasporangifères des *Gelidium* par leur croissance régulière : tous les tétrasporanges situés au même niveau étant du même âge et, à un moment donné, dans le même état de développement ; de sorte qu'au sommet de la stichidie, on n'observe que de jeunes tétrasporanges, n'ayant pas encore atteint leur taille définitive et encore indivis, qui ne se distinguent souvent des cellules

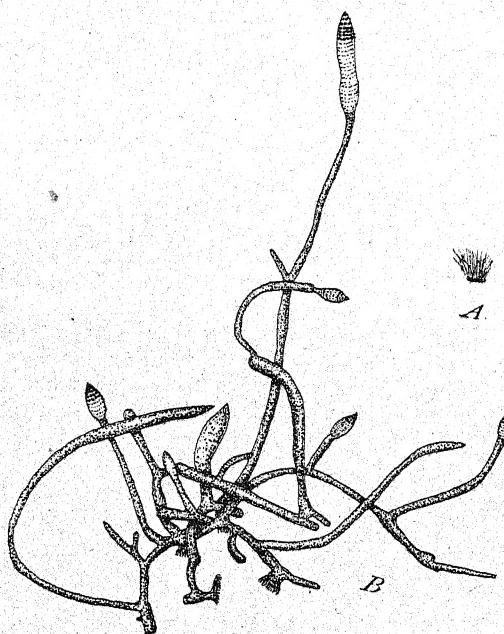


Fig. 1. — *Gelidiella pannosa* ; plante entière ; A grandeur naturelle ; B  $\times 20$ .

corticales voisines que par leur teinte rouge plus intense. À mesure que l'on va du sommet de la stichidie vers la base, on observe tous les stades intermédiaires entre ces jeunes tétrasporanges et les tétrasporanges adultes. Enfin, à la base de la stichidie, on ne trouve plus que des rangées d'emplacements vides laissés par les tétrasporanges qui ont été émis. Cette disposition fait également défaut chez les *Gelidium*, où l'on rencontre, disposés sans ordre, et parfois côté à côté, des tétrasporanges à tous les stades de développement.

On peut distinguer deux types de stichidies : 1<sup>o</sup> le type *acerosa*,

où les stichidies, ainsi que le montre la figure publiée par Mme WEBER VAN BOSSE (Siboga, p. 427, fig. 172), sont presque coniques et les sporanges serrés et presque contigus (*G. acerosa*) ; 2<sup>e</sup> le type *pannosa* (fig. 2, B et C), où les stichidies sont comprimées et les sporanges distincts et disposés en séries transversales souvent très régulières

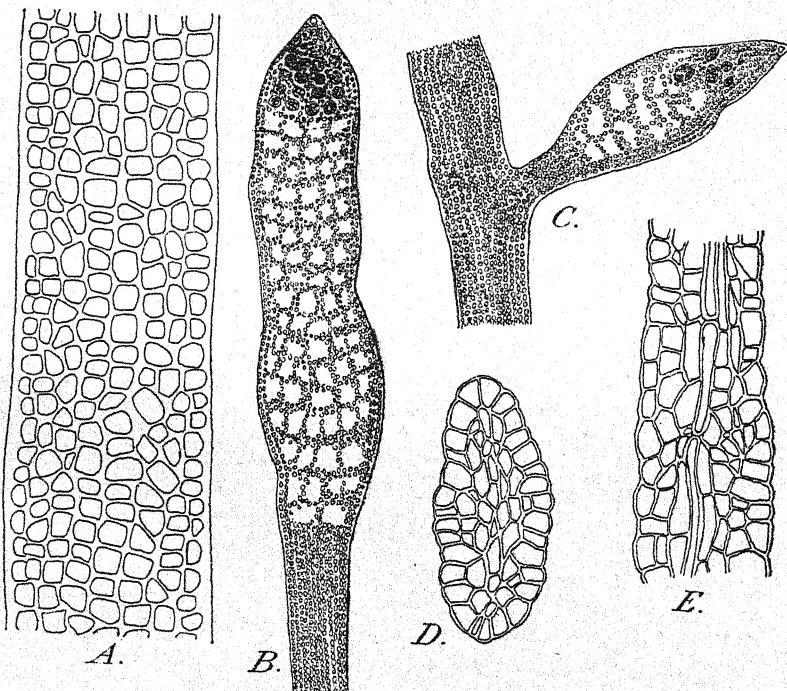


Fig. 2. — *Gelidiella pannosa* ; A, cellules corticales vues de face  $\times 460$  ; B et C, Stichidies terminale et latérale  $\times 150$  env. ; D, section transversale de la fronde  $\times 600$  env. ; E, section longitudinale  $\times 600$  env.

(*G. pannosa*, *G. ramellosa*, *G. myrioclada*). Dans le type « *acerosa* », les tétrasporanges sont généralement cruciés ou irrégulièrement divisés ; dans le type « *pannosa* », ils sont le plus souvent nettement tétraédriques. Chez le *G. Sanclarum* et le *G. lubrica*, la disposition des tétrasporanges se rapproche du type « *pannosa* », mais elle est souvent beaucoup moins nette que dans cette espèce.

Une disposition comparable à celle du type « *pannosa* » se rencontre chez quelques espèces du genre *Gelidium* : *G. melanoides*

Schousb. et *G. caloglossoides* Howe (Mar. Alg. of Peru, p. 96, pl. 34, fig. 7 et pl. 35).

Les tétrasporanges sont inconnus chez les *Gelidiella rigidiuscula*, *G. nigrescens*, *G. setacea* et *G. Bornetii*.

Les organes sexuels sont encore inconnus dans le genre *Gelidiella*:

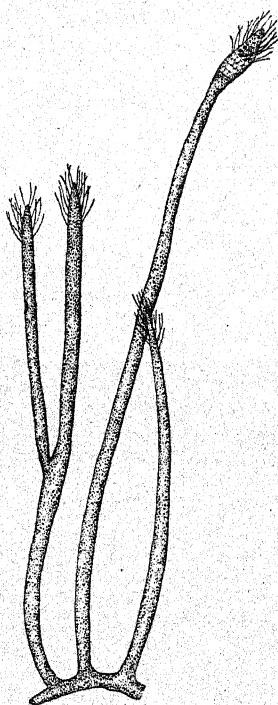


Fig. 3. — *Gelidiella lubrica*, plante entière,  $\times 14$ .

seule leur découverte permettra de préciser les rapports, sans doute étroits, existant entre ce genre et le genre *Gelidium*.

En proposant de distinguer génériquement les *Gelidium* sans rhizines, l'un de nous, reprenait le nom ancien d'*Echinocaulon* Kütz. et y rapportait quatre espèces, dont deux nouvelles : *E. rigidum* (Vahl) Kütz. ; *E. rigidiusculum* (Grunow) Feldmann ; *E. setaceum* Feldmann ; *E. nigrescens* Feldmann. Peu après il rapportait également, à ce genre *Echinocaulon*, l'*Acrocarpus ramulosus* Kütz. récolté par lui en Tunisie et indiquait que le *Gelidium pannosum* Bornet

(non Grunow) devait être également rapporté à ce genre. Cette distinction a été adoptée par les divers algologues, qui se sont occupés de ces algues.

Une espèce nouvelle, *E. Sanctarum* A. et G. Hamel mscr., a été distribuée dans l'exsiccata des Algues des Antilles françaises. Tout récemment F. BÖRGESSEN a décrit une nouvelle espèce, récoltée par lui à Bombay : *E. myriocladum*. Enfin une petite Gélidiacée sans rhizines a été recueillie à Collioure ; la comparaison avec des échantillons authentiques a montré son identité avec l'*Acrocarpus lubricus* Kütz.

Les espèces devant rentrer dans le genre *Gelidiella*, sont les suivantes :

1<sup>o</sup> ***Gelidiella acerosa*** (Forssk) comb. nov. ; *Fucus acerosus* Forsskal, Fl. Egypt-Arabica, p. 190, 1775 ; *Echinocaulon acerosum* Börgesen, Rev. Forssk. Alg. p. 5 ; *Fucus rigidus* Valh in Nat. Sellsk. Skr., V, 2, p. 46 ; 1802 ; *Gelidium rigidum* Greville in Montagne, Algues de Cuba, p. 45 ; *Echinocaulon rigidum* Kützing, Tab. phyc., XVIII, t. 40, fig. a, d ; *Gelidiopsis rigida* Weber van Bosse, 1905, Note sur deux Algues de l'Arch. Malaisien, p. 9 ; *Echinocaulon spinellum* Kütz., Phyc. gener., Tab. phyc., XVIII, t. 38, fig. d, e ; *Echinocaulon ramelliferum* Kützing, Tab. phyc., XVIII, p. 14, t. 39, fig., d, f.

2<sup>o</sup> ***Gelidiella rigidiuscula*** (Grunow) comb. nov. ; *Gelidium rigidiusculum* Grunow, mscr., in Herb. Thuret ; *Echinocaulon rigidiusculum* Feldmann, Remarques 1931, p. 162.

3<sup>o</sup> ***Gelidiella nigrescens*** (Feldmann) comb. nov. ; *Echinocaulon nigrescens* Feldmann, Remarques, p. 165, fig. 3, 4 ; Alg. de Cherchell, p. 229, fig. 8 et pl. 12.

4<sup>o</sup> ***Gelidiella setacea*** (Feldmann) comb. nov. ; *Echinocaulon setaceum* Feldmann, Remarques, p. 163 ; *Acrocarpus gracilis* Crouan non Kützing, in Mazé, Hydrophytes Guyane franc. p. 31 ; *Gelidium spinescens* Crouan in Mazé et Schramm, Alg. de la Guadeloupe, p. 200 (non *Acrocarpus spinescens* Kützing).

5<sup>o</sup> ***Gelidiella myrioclada*** (Börgesen) comb. nov. ; *Echinocaulon myriocladum*, Börgesen, Some Indian Rhodophyceae, 1932, p. 5, fig. 4, 5.

6<sup>o</sup> ***Gelidiella ramellosa*** (Kütz) comb. nov. ; *Acrocarpus*

*ramellosus* Kützing, Phyc. gen., p. 405 ; Species alg., p. 762 ; Tab. phyc., pl. 34, d, g ; *Gelidium ramulosum* Ardisson, Flor. ital., II, 1, p. 26, 1874, T. III, fig. 14-15 ; Phyc. med., p. 291 ; Erbario critt. italiano, ser. II, n° 175 (*Acrocarpus spinescens*) ; *Echinocaulon ramulosum* Feldmann, Alg. mar. de Tunisie, p. 8, fig. 1, 3.

7<sup>e</sup> *Gelidiella pannosa* (Bornet) comb. nov. ; *Gelidium pannosum* Bornet (non Grunow) Alg. Schousb., p. 267 ; Weber van Bosse,

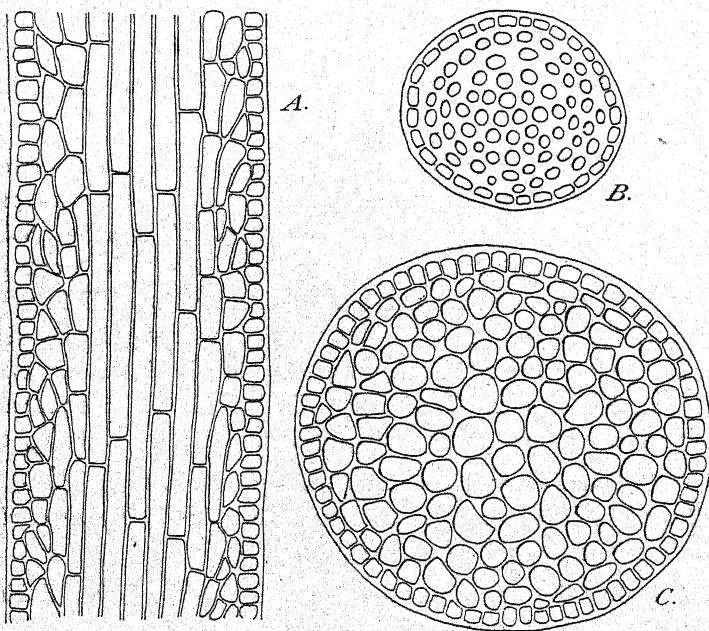


Fig. 4. — *Gelidiella lubrica* ; A, coupe longitudinale de la fronde  $\times 340$ . B et C, coupes transversales dans une fronde jeune et une fronde âgée.  $\times 340$ .

Siboga, p. 223 ; *Echinocaulon pannosum* Feldmann, Alg. de Tunisie. p. 12 ; *Gelidium tenuissimum* Thuret in herb.

Sous le nom de *Gelidium pannosum* Grunow, BORNET a signalé « une minuscule espèce, croissant, à Biarritz, en abondance, sous la voûte des grottes sombres creusées dans la falaise où elle forme des gazons ras, soyeux, veloutés » ressemblant à ceux du *Gymnothamnion elegans* (*Plumaria Schousboei*) et du *Rhodochorton Rothii*. BORNET rapporta cette plante au *Gelidium pannosum* Grunow du Pacifique,

dont elle ne paraissait différer que par l'absence d'anastomoses entre les filaments horizontaux. BORNET indiquait aussi que la plante de Biarritz différait des autres *Gelidium* connus par l'absence de rhizines intercellulaires et par la disposition des cellules corticales en lignes longitudinales assez marquées.

Peu après, SCHMITZ démontra que le *Gelidium pannosum* Grunow n'était pas un *Gelidium* mais un *Gelidiopsis*. La plante de BORNET est donc différente du *G. pannosum* Grun. puisqu'elle possède une cellule initiale unique qui fait défaut chez les *Gelidiopsis*.

L'Algue de Biarritz fut ensuite retrouvée par Mme WEBER VAN BOSSE en Malaisie, qui en donna une description et une bonne figure.

Enfin, plus récemment, l'un de nous a signalé la disposition seriée des tétrasporanges dans les stichidies et rapporté cette espèce au genre *Echinocaulon* (fig. 1 et 2).

8<sup>o</sup> *Gelidiella Bornetii* (Weber van Bosse) comb. nov.; *Gelidium Bornetii* Weber van Bosse, Algues des Iles Kei, p. 107.

9<sup>o</sup> *Gelidiella lubrica* (Kütz.) comb. nov.; *Sphaerococcus lubricus* Kützing, Actien, 1836; *Acrocarpus lubricus* Kützing (non al.) Phyc. gen., p. 405, T. 60, II, Tab. Phyc., XVIII, 32, d, k; Species Alg., p. 761; non *Gelidium lubricum* Thuret.

Sous le nom d'*Acrocarpus lubricus*, KÜTZING décrivit et figura, dans le *Phycologia generalis*, une petite Géliadiacée à base rampante dont la structure, ainsi que le montrent bien les fig. II, 2 de KÜTZING, est celle d'un *Gelidiella*. Cette Algue est dépourvue de rhizines intercellulaires. Néanmoins les auteurs qui suivirent, considérèrent qu'il s'agissait seulement d'une forme du *Gelidium crinale*. THURET en particulier désignait, dans son herbier, sous le nom de *Gelidium lubricum* (Kütz.) une forme grêle et peu ramifiée du *G. crinale*. De même, HAUCK signale un *G. crinale* var. *lubricum* qui n'est peut-être également qu'une forme du *G. crinale*.

Nous avons récolté à Collioure (Pyrénées-Orientales), épiphyte sur le *Cystoseira barbata*, un petit *Gelidiella* que nous avons reconnu identique à des échantillons authentiques de l'*A. lubricus* envoyés par KÜTZING à MONTAGNE. Les fig. 3, 4 et 5 montrent bien l'identité de cette espèce avec celle de KÜTZING.

Le *G. lubrica* forme sur la tige du *C. barbata* un gazon haut de

10-20 mm. ; la base rampante et stolonifère porte des rameaux dressés cylindriques et de 100-120  $\mu$  de diamètre, le plus souvent simples, parfois pourvus de ramules opposées ou alternes. Les extrémités aiguës portent de nombreux poils unicellulaires. Dans les frondes adultes, l'axe central est indistinct ; les cellules médullaires allongées

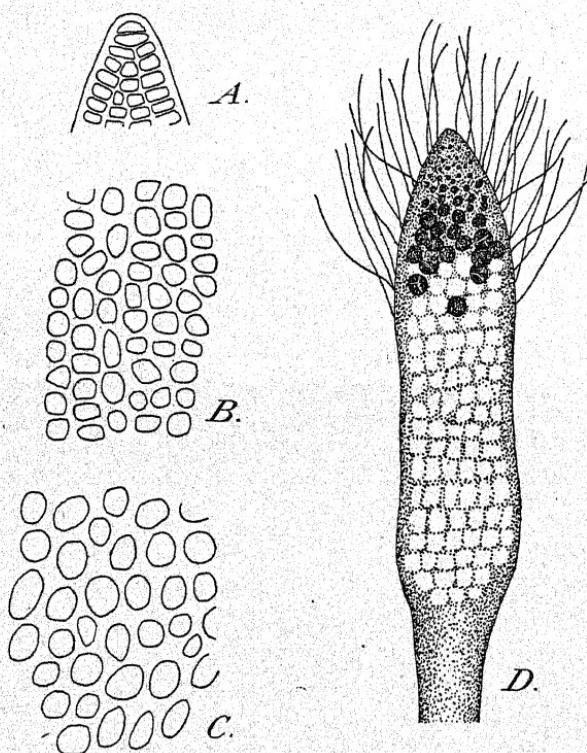


Fig. 5. — *Gelidiella lubrica* ; A, sommet d'un rameau montrant la cellule initiale unique  $\times 460$ ; B, cellules corticales séries dans une fronde jeune  $\times 460$ ; C, cellules corticales plus grandes et irrégulièrement disposées dans une fronde âgée  $\times 460$ ; D, stichidie  $\times 100$ .

sont 10-15 fois plus longues que larges. Les cellules corticales, de forme irrégulière, mesurent 7-8  $\mu$  de diamètre dans les parties jeunes ; elles atteignent 10  $\mu$  dans les parties plus âgées, et dans les stolons ; dans les parties jeunes, elles sont plus ou moins régulièrement séries ; cette disposition disparaît complètement dans les parties plus âgées. Les tétrasporanges sont groupés en stichidies au

sommet des rameaux ; celles-ci sont lancéolées et se rapprochent du type « *pannosa* », mais la disposition des tétrasporanges en lignes transversales est souvent peu nette. Les tétrasporanges sont sphé-

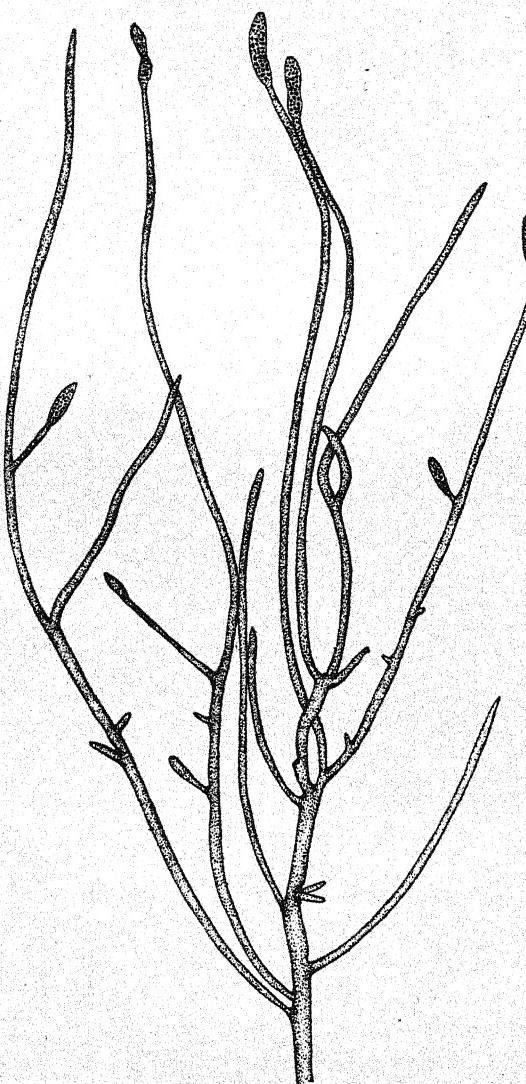


Fig. 6. — *Gelidiella Sanctorum*; plante entière  $\times$  14.

riques, de  $25\text{-}30 \mu$  de diamètre ; ils sont cruciés, tétraédriques ou irrégulièrement divisés.

Par ses caractères, le *G. lubrica* se rapproche du *G. Bornetii* et du *G. Sanctorum* ; il diffère du premier par sa taille plus haute et du

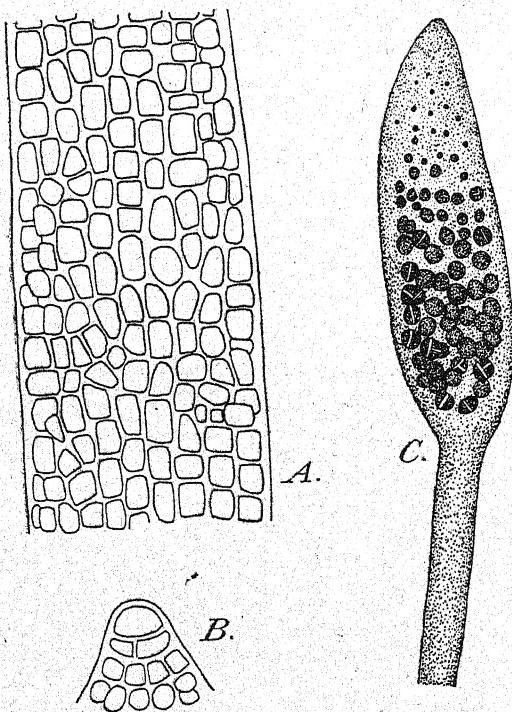


Fig. 7. — *Gelidiella Sanctorum* ; A, cellules corticales vues de face  $\times 460$ ; B, sommet d'un rameau montrant la cellule initiale unique  $\times 460$ ; C, stichidie  $\times 100$ .

second par sa ramification plus abondante, ses filaments plus gros et la forme et la disposition moins régulière des cellules corticales.

Le *G. lubrica* doit être assez fréquent dans la Méditerranée et dans l'Adriatique où il a dû être confondu avec des formes du *G. crinale*. Il a été découvert par KÜTZING, à Naples, en 1835 ; et nous l'avons recueilli à Collioure, en juillet 1933, avec tétrasporanges.

L'*A. lubricus* étant l'espèce type du genre *Acrocarpus* KÜTZING,

1843, nous aurions dû reprendre ce nom pour les *Gelidiella* s'il n'existait déjà, ainsi que l'a fait remarquer LE JOLIS, deux homonymes antérieurs : *Acrocarpus* Wight et Arnott, 1839 (Césalpiniées) et *Acrocarpus* Nees ab Es., 1842 (Cypéracées).

10<sup>o</sup> *Gelidiella Sanctarum* nov. sp. ; *Echinocaulon Sanctarum* A. et G. Hamel, mscr. Algues des Antilles françaises n° 83, *nomen nudum*.

*Frons caespitosa, tenuissime setacea, sordide purpurea, exsiccatione haud nigrescens.*

*Filamenta erecta, e basi repente orta, usque ad 2 cm alta, ad basin usque ad 200  $\mu$  lata, in medio 60-100  $\mu$ ; rami teretes aut subcompressi, simplices vel ramosi, apicibus acutis.*

*Structura generis. Cellulae corticales magnae, quadratae, circa 10  $\mu$  latae, in filis verticali is dispositae.*

*Tetrasporangia in stichidiis lanceolatis, usque ad 450  $\mu$  longis, 130-150  $\mu$  latis, ad apices ramorum aut ramulorum laterarium.*

*Tetrasporangia tetraedrice, cruciate aut irregulariter divisa, sphærica aut ovata, 30-40  $\mu$  longa.*

*Antheridia et cystocarpia ignota.*

*Habitat in mari caraibico ad insulam Sanctarum, in scrobiculis, mense maio tetrasporifera (Fig. 6 et 7).*

Cette espèce a été trouvée dans une flaque, au fond d'une crique très battue, à l'île des Saintes, près de la Guadeloupe ; elle formait un petit gazon haut de 2 cm. Par la disposition de ses cellules corticales disposées en files longitudinales, cette espèce se rapproche des *G. pannosa* et *G. Bornetii*, mais elle s'en distingue facilement par sa taille plus grande et sa ramifications plus abondante. La disposition des tétrasporanges dans les stichidies est également différente de celle qui caractérise le *G. pannosa*.

Le tableau suivant résume les caractères différentiels des espèces connues du genre *Gelidiella* :

A. Algues de taille moyenne, à rameaux régulièrement pennés ou seconds.

B. Fronde large de 500  $\mu$  et plus ; tétrasporanges réunis en groupe compact à l'extrémité des rameaux.

1 *G. acerosa*.

B. Fronde large de 200-300  $\mu$ , à pinnules secondes.

2 *G. rigidiuscula.*

A. Algues de petite taille, irrégulièrement ramifiées.

C. Cellules corticales petites, irrégulièrement disposées.

Espèces noircissant par dessiccation.

D. Fronde large de 250-400  $\mu$ , intriquée, très rameuse; ramules aigus.

3 *G. nigrescens.*

D. Fronde plus étroite.

E. Fronde haute de 2-3 cm.; rameaux larges de 150-200  $\mu$ ; espèce des Antilles.

4 *G. setacea.*

E. Fronde haute de 1-2 cm., très ramifiée; rameaux larges de 60-160  $\mu$ ; espèce de l'Inde.

5 *G. myrioclada.*

C. Cellules corticales plus grandes, plus ou moins régulièrement disposées en files longitudinales. Espèces ne noircissant pas par dessiccation.

F. Fronde à pinnules horizontales portant, à l'extrémité, des stichidies à tétrasporanges séries transversalement.

6 *G. ramellosa.*

F. Fronde à stichidies terminales ou latérales à l'extrémité de rameaux non horizontaux.

G. Fronde peu ramifiée, de moins d'un cm. de haut.

H. Fronde minuscule, haute de 1-2 mm., large de 50-120  $\mu$ ; tétrasporanges en séries transversales.

7 *G. pannosa.*

H. Fronde plus grande, haute de 2-5 mm., large de 150-300  $\mu$ .                    8 *G. Bornetii.*

G. Fronde haute de 1-2 cm.

I. Fronde simple ou peu ramifiée ; cellules corticales irrégulières, disposées en files longitudinales seulement dans les parties jeunes ; tétrasporanges souvent disposés en séries transversales.            9. *G. lubrica.*

I. Fronde très ramifiée ; cellules corticales carrées, très régulièrement séries ; stichidies à tétrasporanges presque contigus, rarement en séries transversales nettes.            10. *G. Sanctarum.*

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE. — Le genre *Gelidiella* est localisé dans les mers chaudes.

1<sup>o</sup> Une des espèces, *G. acerosa*, paraît répandue dans toutes les mers tropicales (Atlantique, Océan Indien et Pacifique).

2<sup>o</sup> Deux espèces ne sont connues que des côtes atlantiques de l'Amérique tropicale : *G. setacea* (Guadeloupe et Guyane) ; *G. Sanctarum* (île des Saintes).

3<sup>o</sup> Deux espèces sont localisées dans la Méditerranée : *G. lubrica*, Méditerranée occidentale (Collioure, Naples) et Adriatique ; *G. nigrescens* connu seulement des côtes d'Algérie (Cherchell).

4<sup>o</sup> Deux espèces ne sont connues que de l'Inde : *G. rigidiuscula* de Ceylan ; *G. myrioclada*, de Bombay.

5<sup>o</sup> *G. Bornetii* a été décrit de Malaisie (îles Kei) et se retrouve peut-être en Cochinchine et dans le Pacifique.

6<sup>o</sup> Deux espèces présentent une répartition géographique très disjointe : *G. pannosa*, connu seulement de l'Atlantique (Biarritz et peut-être Tanger) et de la Malaisie ; *G. ramellosa*, décrit d'abord

de la côte occidentale de l'Australie et retrouvé en Méditerranée (Gênes et île Kerkennah (Tunisie).

## II. SUR LES AFFINITÉS DU GENRE *CAULACANTHUS* KUTZ.

Le genre *Caulacanthus* a été créé par KÜTZING en 1843 (*Phyc. gener.*) avec comme espèce type, le *Caulacanthus ustulatus*, commun dans la Méditerranée. Cette espèce avait été successivement rapprochée aux genres *Gelidium*, *Gigartina*, *Hypnea*, *Sphaerococcus*, *Olivia*, etc... MONTAGNE (Fl. Algérie, p. 127) la rapprocha d'abord des *Hypnea* à cause de la forme des tétrasporanges et la plaça ensuite

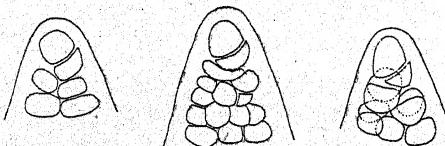


Fig. 8. — *Caulacanthus ustulatus*; sommets de rameaux montrant la cellule initiale à cloisonnement oblique,  $\times 460$ .

dans la famille des Némastomacées. KÜTZING (Sp. Alg. p. 753) en fit le type d'une famille spéciale dans laquelle il range également le genre *Gloiopteltis*. J. AGARDH après en avoir fait le type d'une tribu de la famille des Hypnacées (Sp. Alg. p. 432), la rapprocha de la famille des Solieriées, en 1876 (Epicrisis, p. 579).

La même année paraissaient les Notes algologiques où BORNET et THURET décrivirent le cystocarpe de cette espèce et en donnèrent de bonnes figures. Ils montraient que ce cystocarpe différait beaucoup de celui des *Hypnea* et se rapprochait de celui des *Gelidium* avec lequel il a de grandes ressemblances.

SCHMITZ (Pflanzenfamilien) adopta le rapprochement proposé par BORNET et fit du genre *Caulacanthus* le type d'une tribu de la famille des Géliadiacées dans laquelle le genre *Caulacanthus* a été jusqu'ici maintenu. Néanmoins, ce genre diffère notablement des autres Géliadiacées ; la fronde, au lieu de croître par une cellule initiale à cloisonnement transversal, possède une initiale à cloi-

sonnement oblique (fig. 8). De plus, la structure de la fronde adulte ne présente pas le tissu compact des *Gelidium*, mais un axe central toujours très distinct donnant naissance à des verticilles de filaments ramifiés, soudés à la périphérie.

Une différence importante réside dans la structure des tétrasporanges qui sont zonés et non cruciés ou tétraédriques comme dans les autres Gélidiacées. Les tétrasporanges zonés sont relativement peu fréquents chez les Floridées et leur mode de division paraît être un caractère systématique important.

Si le cystocarpe adulte présente une certaine analogie avec celui des *Gelidium*, par contre, son développement n'a pas été suivi assez en détail et l'on sait que des cystocarpes ayant la même morphologie à l'état adulte peuvent résulter de développements très différents et appartenir à des groupes plus ou moins éloignés. Chez le *Caulacanthus*, le rameau carpogonial figuré par BORNET est tricellulaire, tandis que les *Gelidium* (*G. cartilagineum* étudiés par KYLIN), présentent des éléments femelles (carpogones) unicellulaires. Le tissu nourricier si développé dans les *Gelidium*, ne semble pas exister chez les *Caulacanthus*; et il n'existe pas de « procarpe composé » caractéristique des *Gelidium*, d'après KYLIN (1928).

Le cystocarpe des *Caulacanthus* présente par contre de grandes analogies avec ceux de l'*Heringia mirabilis*, récemment étudiés et figurés par KYLIN (1932), algue que ce dernier auteur place dans la famille des Sphaerococcacées, O. des Gigartinales.

Les rameaux carpogoniaux présentent en effet une grande analogie; dans les deux cas, ils sont composés de trois cellules et leur structure est identique. De même, les cystocarpes mûrs sont très analogues et, dans les deux espèces, on observe un renflement des cellules axiales.

Si l'on ajoute à cela que l'*Heringia*, comme le *Caulacanthus*, possède des sporanges zonés et un axe central unique, on voit que le genre *Caulacanthus* présente de nombreuses analogies avec le genre *Heringia* dont il paraît plus proche que des Gélidiacées.

Le genre *Caulacanthus* semble donc devoir être extrait des Gélidiacées et rapproché, en attendant de nouvelles recherches, du genre *Heringia*, dans la famille des Sphaerococcacées.

III. *WURDEMANNIA MINIATA (DRAP.) COMB. NOV.*

*Gigartina miniata* (Drap.) Lamouroux, nomen nudum, Essai Thalass., 1813, p. 49; *Fucus miniatus* Draparnaud, ined., De Candolle, Fl. franç., T. V, 1815, p. 6; *Gigartina miniata* Lamour., Duby, Bot. gall., p. 953; Zanardini, Synopsis, p. 102; *Helminthocorton (?) miniatum* Zanardini, Saggio, 1843, p. 48; *Gelidium miniatum* Kützing Sp., p. 767; Tab. phyc., XVIII, 58, c-h; Hauck, Meeresalg. p. 195; De Toni, Syll., p. 411; *Pseudogelidium miniatum* Schiffner, Meeresalg. Sud-Dalmatien, 1933, p. 292 (*pro parte*); *Wurdemannia setacea* Harvey, Nereis Bor.-amer., part 2, 1853, p. 245; Kützing, Tab. phyc., XIX, 26; J. Agardh, Epicrisis, p. 544; Börgesen, Mar. Alg. Danish W. Indies, 2, p. 368, fig. 360-361; Mar. Alg. from Canary Isl., III, part 2, 1929, p. 77, fig. 28; Collins et Hervey, Alg. of Bermuda, p. 104; Taylor, Mar. Alg. of Florida, p. 145, pl. 20, fig. 9-10.

Sous les noms de *Fucus miniatus* Drap. et *Gigartina miniata* Lamour., DE CANDOLLE et DUBY décrivirent une petite Algue dont LAMOUROUX avait signalé l'existence sans la décrire et qui lui avait été communiquée par DRAPARNAUD; elle avait été récoltée dans la Méditerranée, aux environs de Montpellier. ZANARDINI la rapporta avec doute au genre *Helminthocorton*; puis KÜTZING la plaça dans le genre *Gelidium* et en donna le premier une bonne figure. HAUCK, en la signalant dans l'Adriatique, émit des doutes sur l'exactitude de son attribution au genre *Gelidium*. DE TONI indiqua plus tard ses affinités possibles avec le genre *Gelidiopsis* (1).

Nous avons trouvé dans l'herbier général du Museum un échantillon type du *Gigartina miniata* Lamouroux. Nous avons pu également étudier un fragment de l'échantillon type du *Gelidium miniatum* KÜTZING qui nous a été aimablement communiqué par Mme WEBER VAN BOSSE. Cet échantillon avait été donné à KÜTZING par MONTAGNE et provenait de Beyrouth; nous avons retrouvé dans l'herbier MONTAGNE, sous le nom de *Gigartina miniata*, un échantillon de la même récolte assez abondant pour nous permettre d'exécuter les coupes figurées ci-contre (fig. 9 et 10), ce que ne nous aurait pas

(1) C'est par suite d'une confusion d'échantillon que l'un de nous a signalé par erreur en 1931, que le *G. (?) miniatum* avait une structure de *Gelidium*.

permis le fragment, trop petit, provenant de l'herbier KÜTZING. L'échantillon de LAMOUROUX et celui de KÜTZING appartiennent bien à la même espèce ; celui de LAMOUROUX correspond à la *f. gracilis erecta* figurée par KÜTZING (Tab. phyc., XVIII, 58, fig. c, d, e) ; celui de KÜTZING au contraire à la *f. minor divaricata* (*ibid.*, fig. f, g, h).

Ces Algues forment des gazons denses de filaments de petite taille, hauts de 0,5-2 cm., enchevêtrés, filiformes, arrondis, cornés, très irrégulièrement ramifiés et présentant souvent des anastomoses entre les rameaux et des haptères latéraux ou terminaux.

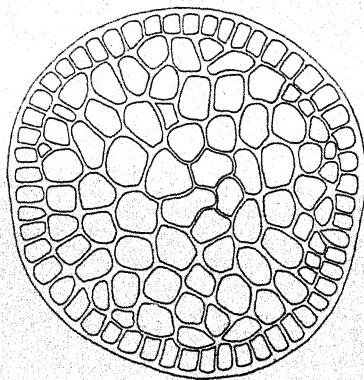


Fig. 9. — *Wurdemannia miniata*; échantillon de Beyrouth, coupe transversale de la fronde,  $\times 340$ .

La structure anatomique montre que cette espèce est très différente de celle des *Gelidium*. La plante est dépourvue de cellule initiale unique ; l'examen de l'extrémité des rameaux montre que la fronde croît par un groupe de filaments contigus, rappelant le mode de croissance des *Gelidiopsis*, mais l'extrémité du *G. miniatum* est plus aiguë et le nombre des cellules initiales plus réduit.

Une coupe transversale (fig. 9) montre au centre un tissu médullaire composé de cellules polygonales à membrane relativement mince qui en section longitudinale (fig. 10) apparaissent comme longuement cylindriques, atteignant  $130 \mu$  de long ; les cloisons transversales sont souvent obliques. Autour de ce tissu médullaire se trouve un tissu d'aspect parenchymateux, à cellules arrondies

ou polygonales, et un peu plus longues que larges en coupe longitudinale. Ces cellules diminuent progressivement de dimensions du centre à la périphérie. A l'extérieur, une couche corticale formée d'une seule assise de cellules pigmentées, à peu près aussi hautes que larges en coupe. Vues à plat, ces cellules atteignent 12-15  $\mu$  de large ; elles ont un autre aspect que celles des *Gelidium* et des *Geli-*

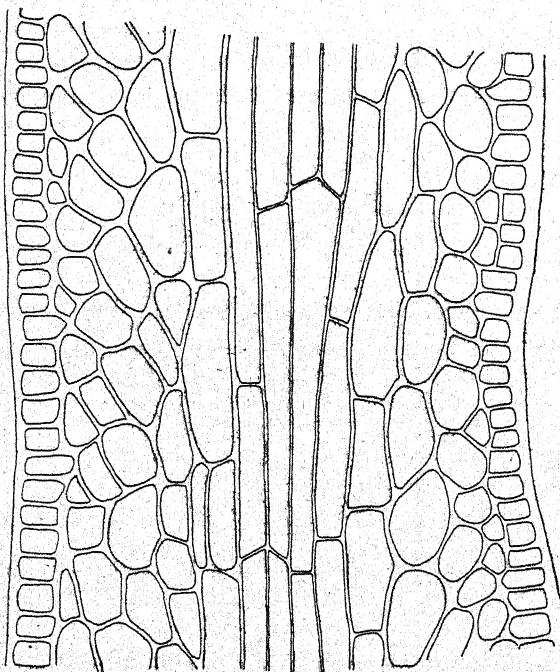


Fig. 10. — *Wurdemannia miniata*; échantillon de Beyrouth; coupe longitudinale de la fronde,  $\times 340$ .

*diopsis*; elles sont polygonales et non arrondies. Les cellules les plus internes de la couche moyenne renferment de nombreux grains d'amidon.

Comme on peut le voir par ces descriptions, le *G. miniatum* est très différent des vrais *Gelidium*; par contre, il correspond très bien aux descriptions données par divers algologues du *Wurdemannia setacea* Harv., et en particulier par BÖRGESEN à qui l'on doit une étude anatomique détaillée de cette espèce. Nous avons comparé

les échantillons types de LAMOUROUX et de KÜTZING avec des échantillons de *Wurdemannia setacea* et en particulier avec le n° 14 des *Algae Exsicc. Am. Bor.* publié par FARLOW, ANDERSON et EATON, et avec le n° 250 de la *Phycotheca Boreali-Americanana* (tous deux provenant de la localité type, Key West).

Les fig. 11 A, B, C, ci-jointes montrent l'identité de toutes ces plantes. Le nom spécifique de *miniatum* étant de beaucoup antérieur

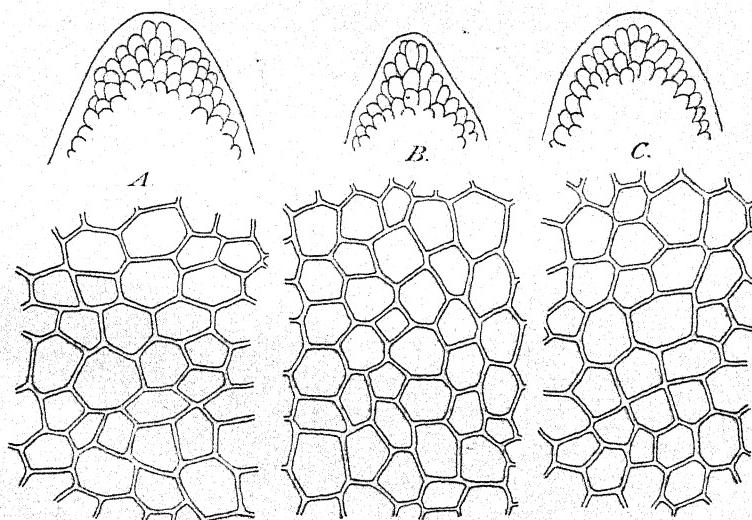


Fig. 11. — *Wurdemannia miniata* ; sommets végétatifs et cellules corticales de la fronde,  $\times 525$ . A, échantillon type du *Gigartina miniata* Lamouroux ; B, échantillon type du *Gelidium miniatum* KÜTZING ; C. *Wurdemannia setacea* Harv. de Key West.

à celui de *setacea* créé par HARVEY, nous proposons de nommer cette plante : *W. miniata* comb. nov.

Le *Wurdemannia* n'était connu que de la Floride, des Antilles et des Bermudes. Récemment BOERGESEN l'a récolté aux Canaries. Il était presque inconnu dans la Méditerranée où seul RODRIGUEZ l'avait signalé aux Baléares, mais sans donner aucune description. Nous n'avons trouvé aucun échantillon de cette provenance dans l'herbier THURET, cependant si riche en Algues des Baléares.

Les seuls organes reproducteurs connus dans le *Wurdemannia* sont des tétrasporanges zonés, groupés à l'extrémité de ramules

(figurés par KÜTZING) ils paraissent être très rares. BOERGESEN, tant aux Antilles qu'aux Canaries, n'a rencontré que des plantes stériles ; il en est de même des échantillons méditerranéens que nous avons étudiés. En l'absence de cystocarpes, la position systématique du genre *Wurdemannia* reste douteuse.

Tout récemment le Pr SCHIFFNER a créé pour le *G. miniatum* un genre nouveau *Pseudogelidium* ; il base ce genre nouveau sur la découverte d'organes reproducteurs sur des échantillons de Dalmatie ; il en donne la description suivante :

« *Tetrasporangia in apicibus ramorum exakte stichidiaformibus, vel in ramulis lateralibus, cylindricis, apicalatis. Stichidia exakte articulata, medio percursa axi tenuissima e cellulis longis, circumdatis, ca. 20 µ diam. ectus laxissime corticata e cellulis parvis (5) interse remotis. Tetrasporae magnae tetraedrice divisis. — Cystocarpia in ramis lateralia, hemisphaerico-verrucaeformis, carpostomio parvo, acutato; carposporis pyriformibus, ca. 20 : 10 µ.* »

D'après SCHIFFNER, le *Pseudogelidium* appartient aux Gracilariales ou aux Hypnées.

M. le Pr SCHIFFNER a eu l'amabilité de nous communiquer, à défaut d'échantillon fructifié, un exemplaire stérile de *Pseudogelidium miniatum*, provenant de Grèce (île d'Amorgos, rejeté, sur tige de *Cystosiera Rechingeri* Schiffner, leg. K. H. RECHINGER, 6-7, 1932). L'examen de cet échantillon nous a montré une complète identité morphologique et anatomique avec le *W. miniata*. La description des tétrasporanges donnée par SCHIFFNER ne s'accorde malheureusement pas du tout avec la description d'HARVEY et le dessin de KÜTZING ; la plante fructifiée décrite par SCHIFFNER paraît donc différente de *Wurdemannia* ; peut-être s'agit-il d'un petit *Gelidiella* dont certaines espèces ne sont pas sans ressemblance extérieure avec le *Wurdemannia*.

Outre les côtes américaines et africaines de l'Atlantique tropical et subtropical, le *W. miniata* paraît assez répandu dans toute la Méditerranée. Nous avons observé des échantillons des provenances suivantes : Montpellier (DRAPARNAUD) ; Algérie (DESHAYES in herb. MONTAGNE) ; Trieste (ZANARDINI) ; Amorgos (RECHINGER) ; Beyrouth (in herb. MONTAGNE). Cette espèce a été de plus signalée aux Baléares par J. RODRIGUEZ, et dans diverses localités de l'Adriatique par ZANARDINI, KÜTZING, HAUCK et SCHIFFNER.

## BIBLIOGRAPHIE

---

Nous omettons de citer ici un certain nombre de travaux classiques indiqués dans le texte d'une manière suffisamment explicite.

ARDISSONE (F.). — Le Floridee italiche, vol. II, fasc. I, Milano, 1874.

BÖRGESEN (F.). — The Marine Algae of the Danish West-Indies, vol. II, Rhodophyceae, 1920.

BÖRGESEN (F.). — Marine Algae from the Canary Islands. III. Part II, (*Kgl. Danske Videnskab. Selskab., Biol. Meddel.* VIII, 1, 1929.)

BÖRGESEN (F.). — Revision of Forsskäls Algae (*Dansk Bot. Arkiv*, Bd. 8, nr. 2, 1932).

BÖRGESEN (F.). — Some Indian Rhodophyceae especially from the shores of the Presidency of Bombay, IV (*Kew Bull.*, Nr 1, p. 1-30, pl. I-IV, 1934).

FELDMANN (J.). — Remarques sur les genres *Gelidium* Lamour., *Gelidiopsis* Schmitz et *Echinocaulon* (Kütz) emend. (*Trav. crypt. dédiées à L. Mangin*, pp. 151-166, Paris, 1931).

FELDMANN (J.). — Contribution à la Flore algologique marine de l'Algérie. Les Algues de Cherchell (*Bull. Soc. Hist. nat. Afrique du Nord*, T. 22, pp. 179-254, pl. 7-12, 1931).

FELDMANN (J.). — Notes sur quelques Algues marines de Tunisie (*Station océan. de Salammbô*, Notes n° 24, 20 pp., 1931).

HAMEL (A. et G.). — Algues des Antilles françaises, fasc. II, n°s 51-100, Paris, 1931.

KYLIN (H.). — Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien (*Lunds Univ. Arsskrift.*, N. F., Avd. 2, Bd. 24, Nr. 4, 1928).

KYLIN (H.). — Die Florideenordnung Gigartinales (*ibid.*, Bd 28, Nr. 8, 1932).

SCHMITZ (Fr.). — Marine Florideen von Deutsch-Ostafrika (*Engler's bot. Jahrbucher*, XXI bd., S. 137-177, 1895).

SCHIFFNER (V.). — Meerestalggen aus Sud-Dalmatien (*Osterr. bot. Zeitschr.*, Bd 82, Heft 4, S. 283-304, 1933).

WEBER VAN BOSSE (A.). — Algues de l'expédition danoise aux îles Kei (*Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren.*, Bd. 81, pp. 57-155, 1926).

---

# ÉTUDE PHYTO-SOCIOLOGIQUE DU DÉVOLUY

par M. C. GABRIEL  
(suite)

---

## CHAPITRE II CONSIDÉRATIONS PHYTOSOCIOLOGIQUES PRÉLIMINAIRES

---

Depuis que GRISEBACH introduisit la notion de phytosociologie dans la science, les groupements végétaux ont été envisagés à différents points de vue par les nombreux auteurs qui se sont occupés de cette science, et, alors que la systématique, la biologie propre à chaque végétal, la constitution chimique du sol, enfin la nature du climat et le relief du terrain contribuent par leur ensemble à provoquer le groupement des végétaux, chaque auteur a accordé une prépondérance absolue ou seulement relative à chacune de ces causes, et puisant dans le vocabulaire commun, des termes déjà employés, a appliqué ces termes à des objets différents ; d'où une confusion assez grande dans le sens donné à ces termes communs tels que formation, association, faciès, etc., pour ne citer que ceux-là. On trouvera dans les ouvrages de WARMING, de GRÖBNER, de CLEMENTS, de DU RIETZ, de Huguet del VILLAR, de longues discussions sur les différents sens donnés à ces termes, et chaque auteur a soin d'indiquer lui-même le sens précis qu'il accordera à chacun d'eux. De plus le point de vue nouveau auquel se place chaque auteur nouveau l'entraîne à créer des néologismes pour exprimer les faits spéciaux qu'il introduit dans la science.

Nous nous défendrons d'introduire de nouveaux vocables, le nombre des anciens est tel que nous pourrons y puiser largement pour notre usage personnel, mais encore conviendra-t-il de donner le sens précis des termes par nous employés.

La phytosociologie est la science qui s'occupe des groupements végétaux. GRISEBACH le premier a dégagé cette notion de groupements végétaux de physionomie semblable. Depuis cet auteur, les divers phytosociologues ont envisagé les groupements végétaux à des points de vue très différents, et alors que la systématique et la biologie d'une part, la constitution chimique du sol, le relief de celui-ci et le climat, d'autre part, sont autant de causes déterminantes du groupement des végétaux en un lieu, chaque auteur a accordé à l'une de ces causes le pas sur les autres et a pris comme critérium non pas la cause elle-même mais l'action qu'elle exerce sur la répartition des végétaux.

De là sont nés quatre aspects de la géographie botanique selon qu'elle groupe les sociétés végétales d'après leur physionomie, d'après la liste de leurs espèces, d'après la constitution du sol, ou enfin d'après leur répartition géographique seule.

WARMING [75], HAYEK [80], del VILLAR [175] ont donné, avec de grands et précieux détails, le développement historique de ces divers points de vue et nous ne croyons pas devoir y revenir à nouveau après eux.

Toutefois il faudra, pour étudier un groupement végétal, l'avoir au préalable distingué sur le terrain, parce que, ainsi que le dit très justement H. GAUSSEN [72, p. 123]: « derrière le vocabulaire il faut trouver la nature », il convient donc de ne donner des noms qu'à ce qui, dans la nature, impose son individualité : un groupement ne sera donc remarqué d'abord et étudié ensuite que si, suivant les expressions de Del VILLAR, il est individualisé et délimité. Nous ne croyons pas devoir user d'un néologisme pour désigner un tel groupement pris en un sens tout à fait général, le mot association déjà usité nous paraît suffisamment compréhensible si nous acceptons d'abord que l'association sera individualisée par sa composition florale et délimitée par un changement très net de physionomie qui la séparera des associations voisines.

Ce qui frappe d'abord le regard : c'est la physionomie; après un examen plus approfondi, on arrive à déterminer et à hiérarchiser

les formes biologiques qui concourent par leur ensemble à imposer cette physionomie à la station. Si l'on compare entre elles deux stations géographiquement distinctes mais de même physionomie, on y retrouve sans doute une répartition analogue des formes biologiques mais on constate alors que les mêmes formes biologiques sont, dans chacune des stations envisagées, représentées par des espèces systématiquement différentes.

Le critérium systématique (ou taxonomique) vient donc compléter le critérium physionomique et permet une analyse plus serrée des groupements végétaux : de plus il est susceptible de nous guider lorsqu'il s'agit de caractériser des groupements géographiquement limités, et de nous éclairer sur l'origine des éléments constitutifs de ces mêmes groupements.

C'est pourquoi la systématique doit, à notre avis, avoir le pas sur la physionomie lorsqu'il s'agit de caractériser un groupement végétal.

Ce qui induit à distinguer une association d'une association voisine c'est évidemment l'espèce qui impose sa physionomie, sa forme biologique à la première, parce qu'elle y recouvre la plus grande surface ou y occupe le plus grand volume ; une telle espèce est dite espèce dominante, d'autres espèces peuvent encore, mais pour une moindre part, participer à cette dominance : ce sont les « subdominantes ». Du RIETZ a développé cette manière de voir [133] et a renforcé notre propre conviction sur le rôle décisif de la dominance qui est reconnu encore par del VILLAR dans sa *Geobotanica*.

*Homogénéité.* — Une nouvelle difficulté apparente a été créée par les auteurs qui à la suite de ROMEL [165] et ARRHENIUS [15] attribuent à la répartition homogène des espèces à travers la station une importance de premier ordre. M. CHOUARD a donné de ce point de vue nouveau une excellente et pratique mise au point [43].

Si l'on groupe d'après cet auteur les stations d'épreuve (1) de surface égale non plus d'après les noms d'espèces mais bien d'après le nombre d'espèces différentes contenues dans chacune de ces stations, puis portant en abscisses le nombre de S.E. semblables et en

(1) Nous donnons le nom de stations d'épreuve en abrégé : S.E. à chacune des nombreuses petites surfaces égales mesurées à travers une station donnée et dans lesquelles nous avons opéré le relevé des espèces dans un but statistique.

ordonnées le nombre d'espèces contenues, on établit ainsi une courbe, la station sera d'autant plus homogène que la courbe ainsi établie se rapprochera davantage de la courbe de plus grande probabilité de LAPLACE-GAUSS. Si la superficie des S.E. augmente, la courbe qui pouvait être d'abord tout à fait dissymétrique se rapproche de plus en plus de la courbe de LAPLACE-GAUSS, puis à partir d'un certain degré, ne varie plus : son aire est alors dite aire minima qui correspond au « Minimal-area » des auteurs scandinaves. Nous pouvons rapprocher cette constatation de l'observation bien ancienne, que très souvent dans une station à groupement végétal nettement caractérisé par sa phisyonomie et ses caractères taxonomiques, certaines espèces peuvent croître par pieds isolés plus ou moins éloignés tandis que d'autres forment de petits groupes que les auteurs ont classés en clans, troupes, sociétés (voir del VILLAR [183], CLEMENTS [52]) ; ces petits groupes selon qu'ils sont contenus dans le périmètre d'une S.E. ou qu'ils dépassent ce périmètre interviendront dans la répartition des S.E. de valeurs différentes et selon que la station d'essai sera plus ou moins étendue pourront contribuer à former soit une courbe de non homogénéité, soit une courbe d'homogénéité.

Si donc nous prenons le parti de ne pas tenir compte de cette distribution par petits groupes, nous devrons adopter des S.E. suffisamment étendues et nous atteindrons alors à une superficie de S.E. en rapport avec le minimal area d'un groupement homogène, ce groupement sera ainsi constitué par synthèse des groupements plus petits disséminés à travers la station et dont chacun contribue pour sa part à lui donner une phisyonomie caractéristique.

Si nous prenons le parti contraire (et nous y sommes nous-même constraint par le critérium de dominance locale que nous avons adopté) et que nous entreprenions d'établir la statistique de chaque petit groupe caractérisé par une dominance particulière, nous devrons alors adopter des S.E. de superficie plus petite et nous atteindrons alors une aire minimum caractérisant précisément chaque petit groupement individualisé par la même dominance et qui, par ce procédé, nous apparaîtra comme parfaitement homogène. Nous aurons ainsi par analyse réduit la station en ses groupements élémentaires, assez pauvres en espèces, mais qui montrent nettement les espèces liées par affinité sociale à l'espèce dominante.

Partant d'une longue série d'observations purement objectives, du RIETZ [155] est arrivé lui aussi à étudier des groupements élémentaires à une seule dominante et leur a donné le nom de socions, certains groupements renferment un plus grand nombre d'espèces dans lesquelles on reconnaît les constituantes de deux ou plusieurs socions dont les dominantes forment les espèces les plus constantes, l'une d'elles ayant cependant la dominance absolue, de tels groupements reçoivent le nom de consocions, enfin des groupements encore plus complexes sont formés par le mélange de plusieurs consocions dominés par un socion caractéristique, ce sont les associons.

Une fois l'analyse ayant isolé les socions et consocions dans les associations non homogènes, et ayant fait connaître la liste de leurs espèces constitutantes, il sera aisément de reconnaître ces groupements élémentaires d'espèces dans les groupements supérieurs homogènes lorsqu'on en rencontrera :

*Stratification.* — Dans la nature, les végétaux se répartissent dans l'espace selon leur taille relative en étages ou strates progressivement plus élevés ; il est devenu classique de distinguer : 1<sup>o</sup> une strate muscinale et lichénique ; 2<sup>o</sup> une strate herbacée ; 3<sup>o</sup> une strate arbustive ou étage des buissons, formant souvent sous-bois et 4<sup>o</sup> la strate forestière.

Certains auteurs ont considéré, comme un cas général, cette constatation que les étages inférieurs sont liés au couvert forestier et caractérisent l'association formée par l'ensemble des strates, ils ont ainsi décrit des associations du hêtre, du sapin, etc.

S'il est vrai que de telles associations existent vraiment et se rencontrent dans la nature, beaucoup plus nombreux sont les cas où le même groupement se retrouve à découvert sur certaines stations et sous couvert d'un ou de plusieurs étages supérieurs dans d'autres stations. Il existe encore des cas où un couvert forestier s'établit sur un tapis végétal ou un sous-bois qui le plus souvent est recouvert par une espèce forestière différente, la fréquence de tels cas a amené certains auteurs à mettre en cause l'objectivité de la notion elle-même d'associations [111, 68].

De tels cas, puisqu'ils existent dans la nature, doivent pouvoir être décrits et puisqu'ils sont constitués dans chaque strate par des groupements élémentaires individualisés, nous les désignerons par le nom de ces groupements précédé du terme qui indiquera qu'il

s'agit ici d'un groupement à plusieurs strates : la terminaison « ion » désignera les groupements monostratifiés et la terminaison « ation » indiquera les groupements à plusieurs strates.

*Constance.* — Lorsque nous aurons reconnu les divers groupements végétaux de notre région, nous pourrons alors établir le degré de constance de chacune de leurs espèces grâce aux relevés statistiques classiques ; à mesure qu'augmentera le nombre des groupements élémentaires fusionnés en un même groupement, le caractère de dominance cédera le pas à celui de constance, et nous atteindrons ainsi des associations de constitution semblable à celles décrites par les auteurs dont le criterium est différent du nôtre, notre résultat pourra donc rentrer dans le cadre du leur, et par leurs voies désormais rencontrées, participer à des études d'un ordre plus général, embrassant avec eux des régions plus étendues.

Pourquoi alors ne pas suivre dès le début la méthode qui a conduit à obtenir du premier coup ces résultats ? Nous n'avons pas l'intention de rouvrir ici le débat théorique qui a affronté les écoles, différentes en principe, de phytosociologie, nous nous contentons d'accepter les résultats, lorsqu'ils sont conformes à ce que nous montre la nature et selon la forme où nous est posé le problème, nous employons la technique qui nous paraît devoir le mieux le résoudre.

Il nous paraît évident que lorsqu'il s'agit de recherches phytosociologiques « extensives » c'est-à-dire s'étendant sur un grand territoire de végétation, on ne peut guère tenir compte d'unités formées par le groupement social de deux ou peu de plantes tels que les socions: du RIETZ lui-même en convient [155]. Or ce sont, dans la majorité des cas, les socions qui conditionnent les dominantes: les groupements supérieurs au contraire sont conditionnés par la constance et la fidélité sociales; la notion de dominance doit alors céder le pas à celle de fidélité qui est à la base des travaux de l'école Zuricho-Montpelliéraise.

Par contre, lorsqu'il s'agit d'études intensives comme l'est celle que nous exposons aujourd'hui, l'étude des groupements élémentaires pourra aider à interpréter bien des phénomènes du dynamisme social qui échapperaient avec les méthodes sociologiques classiques.

*Dynamisme social-succession.* — CLEMENTS a mis au point, dans son *Plant succession* [46], les théories de l'école anglo-américaine dite successioniste, théories dès lors classiques et dont la dialectique

et le vocabulaire bien connus n'ont plus à être expliqués. P. ALLORGE dans sa thèse inaugurale [5] a introduit pour la première fois cette notion du dynamisme dans la définition de l'association. Ce serait priver de sens l'étude phytosociologique d'un groupement que de ne pas le situer dans la série progressive ou régressive à laquelle il appartient, or nous avons pu constater que soit qu'ils résultent de la juxtaposition en mosaïque de sociations ou de socions différents ; soit qu'ils proviennent de l'invasion d'un groupement homogène par un socion nouveau, les groupements végétaux individualisés hétérogènes ne sont que la manifestation matérielle des phénomènes de l'invasion ou de la régression tels que CLEMENTS les a décrits, et l'étude de ces groupements depuis le socion jusqu'à l'association équivaut à l'étude de l'évolution progressive d'une série depuis le stade des pionniers jusqu'au climax. Ce serait là une raison plus que suffisante pour justifier la méthode que nous suivons ici, guidé par les travaux de du RIETZ.

*DÉFINITIONS.* — Il importe, afin d'éviter toute confusion, de bien définir maintenant les termes que nous aurons à employer.

*Socion.* — Nous désignons sous le nom de « Socion » tout groupement végétal occupant un seul étage de végétation (monostratifié) et qui est composé d'un petit nombre d'espèces liées par affinité sociale à l'une d'entre elles qui, avec une constance absolue domine le groupement (espèce dominante constante) cette espèce donne son nom au socion.

Remarque. — Un socion ne peut pas se résoudre en socions plus petits.

*Consocion.* — Un consocion est un groupement monostratifié dans lequel on rencontre plusieurs dominantes ou subdominantes escortées des espèces sociales qui les accompagnent normalement dans des socions indépendants. Ces espèces dominantes ou subdominantes donnent leur nom au consocion.

Remarque. — Un consocion peut être dissocié en socions élémentaires.

*Associon.* — L'associon est un groupement monostrate présentant un groupe élevé de constantes et dominé par l'une d'elles : on

peut reconnaître, dans ces constantes, les dominantes de socions et de consocions divers.

Remarque. — Une associon peut donc être résolue en plusieurs consocions et socions.

*Sociation.* — Nous nommerons sociation un groupement dont chaque étage est formé par un seul socion et ne présente qu'une seule dominante.

*Consociation.* — Nous nommerons consociation un groupement végétal qui, dans l'un de ses étages, présente l'homogénéité d'un socion ou d'un consocion et peut présenter une hétérogénéité quelconque dans ses autres étages.

*Association.* — Nous admettons le terme d'association pour les groupements à plusieurs strates composés de plusieurs consociations et dans lesquels un étage au moins est dominé par un groupe d'espèces à forte affinité sociale qui en constitue les constantes caractéristiques.

Tous nos groupements sont fondés sur l'affinité sociale. Or plusieurs auteurs récents ayant mis en cause la notion de sociologie végétale, nous devons définir ce que nous désignons par l'affinité sociale dont nous retrouvons une définition dans du RIETZ : cette définition qui est purement basée sur la statistique ne correspond qu'en partie à notre propre conception qui s'inspire des constatations de l'écologie précisée par CLEMENTS dans son Plant-succession, sous le nom de *compétition* et de *réaction*.

*L'affinité sociale* est la tendance de deux ou plusieurs espèces à croître sur le même habitat et y former entre elles des populations mixtes, elle est la manifestation de l'action combinée de l'*émigration*, de l'*aggrégation*, de la *compétition* des espèces et de la *réaction réciproque* de l'habitat et de ses habitants végétaux.

Nous ne croyons pas devoir définir les mots : *Relevé*, *présence*, *fréquence*, *constance*, *fidélité*, que nous prenons dans leur sens aujourd'hui classique et établi par les travaux et ouvrages de B. BLANQUET, DEL VILLAR, WARMING, HAYEK, PAVILLARD, etc., voir [3, 10, 24, 36, 40, 39, 47, 55, 65, 66, 67, 71, 134, 149, 139, 146, 155, 175, 72]. Cependant lorsqu'il s'agira de désigner un groupement végétal rencontré dans une région donnée, nous le ferons en désignant d'abord son aspect phisyonomique et cela en adoptant le nom français ou le nom local donné à la formation correspondante, précédé

du nom de groupe (socion, consociation, etc.), et suivi du nom de la ou des espèces dominantes constantes, enfin un mot résumant les caractères écologiques essentiels de la station. Nous dirons par exemple socion des rochers calcaires à *Grimmia pulvinata*, ou encore : Consociation des pelouses calcicoles à *Festuca duriuscula*.

#### Méthode suivie dans ce travail.

Les premières années, de 1927 à 1930, ont été surtout employées par nous à parcourir le Dévoluy : nous y récoltions d'abord un abondant matériel d'étude qui a été en grande partie conservé sous forme d'herbier et nous a permis de prendre connaissance non seulement des espèces, sous-espèces, formes et variétés qui croissent dans la région, mais aussi des groupements que forment entre eux ces végétaux, nous repérions ainsi ces divers groupements et apprenions à nous reconnaître dans la topographie de la région, aux nombreux chemins sans issue, aux « pierriers » incléments et aux « cheminées » dangereuses.

Ce ne fut qu'après ce travail préparatoire que nous entreprîmes l'étude des groupements, et dans l'individualisation de ceux-ci, nous nous laissâmes toujours guider par les caractères phystionomiques surtout qualitatifs, et par suite d'une routine acquise, ce furent les groupements à plusieurs strates qui les premiers s'imposèrent à notre attention : ce n'est qu'en présence des contradictions flagrantes que nous montraient en des points particuliers certains étages de végétation que nous résolvîmes de rechercher de parti pris des groupements moins complexes. Le mémoire de du RIETZ [155] vint alors nous fournir un vocabulaire précis et appliqué à un faisceau d'observations qui nous confirmèrent dans notre point de vue (1) et nous encouragèrent dans nos recherches.

Nous avons établi nos relevés en employant la méthode de RAUNKIER telle que l'a décrite cet auteur, [153] cependant pour les formations ouvertes des pierriers ou des rochers nous avons dû souvent employer la méthode de JACCARD ou celle de TERESVUORI (voir H. del VILLAR [175]).

(1) Il serait excellent à notre avis que tout botaniste désirant entreprendre l'étude pratique de la phytosociologie lise le chapitre 2 titre A (Der Weg zur Erfassung der Soziationen) du *Pflanzensoziologie* (134).

Pour le calcul de l'abondance et de la densité nous avons dénombré le nombre des individus de chaque espèce dans nos carrés et ramené le nombre total ainsi trouvé, soit aux 100 mètres carrés, soit à l'hectare. Pour les buissons et les arbres nous avons, selon l'opportunité, soit mesuré la distance séparant de nombreux pieds et établi, par le calcul, la distance moyenne d'où nous avons déduit l'abondance puis la densité; soit compté le nombre exact de pieds sur 100 mètres carrés et ensuite ramené par le calcul ce nombre à l'hectare: ces procédés sont d'ailleurs classiques aujourd'hui.

La dominance nous a été révélée soit par le calcul de l'aire de recouvrement à l'aide de deux axes cruciaux dont l'un est le plus grand et l'autre est le plus petit de la touffe envisagée, soit directement calculée en surface de rectangle, soit en ramenant celle-ci à la surface de l'ellipse. Lorsque deux ou plusieurs végétaux révélaient des aires de recouvrement semblables, nous avons alors calculé le volume aérien par la formule de l'ellipsoïde.

De telles mesures n'ont d'ailleurs, quel que soit le soin apporté à leur exécution, qu'une valeur très relative (GAUSSEN) [72]; nous avons avec quelque raison estimé que le temps dépensé à les effectuer doit être compensé par un résultat utile proportionné à l'effort, aussi ne les avons-nous pratiquées que lorsqu'elles nous ont paru indispensables à l'appréciation des faits et nous avons surtout eu recours aux méthodes de mesure comme contrôle des relevés empiriques, d'accord en cela avec les classiques (du RIETZ [155], B. BLANQUET [24], page 26).

Ayant ainsi individualisé et caractérisé des groupements végétaux d'ordre divers nous avons été induits à les comparer d'abord à des groupements analogues que nous avions déjà rencontrés soit en Provence, soit en Dauphiné et nous avons pour cela fait appel à nos relevés des environs de Marseille, du Luberon, du Ventoux, de la montagne de Lure, du Vercors, de la Grande Chartreuse.

Certains de nos groupements ont montré avec ceux déjà décrits comme associations par d'autres auteurs, une similitude si grande que nos tableaux pouvaient s'incorporer à ceux déjà publiés, sans en modifier ni l'ordre ni la fidélité des espèces, nous avons retrouvé là les caractéristiques essentielles des associations et avons admis, pour ces groupements, le rang et le nom déjà classiques.

Pour tout groupement individualisé, nous avons prélevé un échantillon de la couche du sol occupée par les racines, nous y avons recherché le Ph et pratiqué l'analyse chimique par les procédés classiques, nous avons encore mesuré la quantité de lumière reçue au niveau des feuilles par le procédé de WARMING [75], mais n'avons pu mesurer l'humidité absolue du sol, ce qui nous eut demandé des moyens matériels dépassant nos propres capacités de transport.

Nous avons ainsi pu amasser les éléments essentiels qui, joints aux données climatiques, permettent d'établir les premières données du problème cœcologique soulevé par l'étude des groupements et qui à notre avis contribuent à le serrer de près et à lui donner une conclusion pratique.

Ayant étudié le comportement des associations sur des surfaces dénudées actuelles et sur des surfaces autrefois dénudées et aujourd'hui recouvertes de végétation, nous avons pu tenter de retrouver en elles la trace du développement par succession de flores en application des vues de CLÉMENTS. Cette besogne est indispensable si l'on veut prendre connaissance complète d'une association : car la place d'une association dans sa série est l'un de ses attributs au même titre que sa composition floristique et que son cœcologie, car elle dépend de ces éléments dans le passé et d'elle-même dépendront ces mêmes éléments dans l'avenir, c'est pourquoi sans doute P. ALLORGE a donné de l'association la définition suivante :

« L'association est un groupement végétal caractérisé essentiellement par une composition floristique déterminée et relativement constante dans les limites d'une aire donnée. Toute association représente un stade plus ou moins stable et de durée plus ou moins longue dans une série progressive ou régressive d'associations ».

ALLORGE a pris le mot Association dans son acception la plus générale admise d'ailleurs par de nombreux botanistes modernes. Nous avons nous même nommé Association un groupement de rang particulier dans une suite progressive de groupements qui tous d'ailleurs répondent à la même définition générale qui ne diffère de celle de ALLORGE que par l'introduction à la base de l'idée de dominance et à travers celle-ci atteint à la phisonomie.

Nous emploierons donc le mot association pour désigner tout groupement végétal individualisé à l'aide de notre critérium de dominance constante, lorsque nous envisagerons ce groupement

en lui-même, ou sens général ; nous emploierons son nom particulier (socion, assencion, etc.), lorsque nous voudrons préciser le rang qu'occupe ce groupement.

Cette remarque essentielle étant faite nous dirons : Le mot association pris par nous, dans son sens le plus général, désigne un groupement végétal caractérisé essentiellement par une composition floristique déterminée et dominée par une, ou un groupe constant d'espèces ; cette composition floristique est relativement constante dans les limites d'une aire déterminée par ses caractères écologiques et géographiques, toute association représente un stade plus ou moins stable et de durée plus ou moins longue dans une série progressive ou régressive d'associations.

(A suivre.)

# INFLUENCE DE L'ÉTIREMENT SUR LES CELLULES VÉGÉTALES

par M. Gabriel GARNIER

(Suite)

---

## TROISIÈME PARTIE EXPÉRIMENTATION

---

### I

#### Historique

Nous donnerons ici l'historique des expériences faites pour montrer l'action de la traction ou de la pression sur les tissus végétaux, y compris celles effectuées pour ainsi dire par la nature : et nous citerons quelques travaux concernant l'influence des actions mécaniques sur les premières divisions des cellules animales.

T. A. KNIGHT [141] observe qu'un arbre fixé de manière à ne se mouvoir, sous l'action du vent, que dans un plan, présente, dans la direction de ce plan, un diamètre plus grand. Il observe aussi que le mouvement des parties aériennes amène des tractions sur les racines qui se trouvent alors renforcées [142].

HERBERT SPENCER [280] [281, pp. 298-303] attribue une grande influence aux facteurs mécaniques dans la formation du bois.

En 1868, CAVE [27, p. 149] dit que le tissu du mésophylle des fruits de *Clematis* et de *Ranunculus* ne s'est pas développé le long des parois latérales par suite des pressions mutuelles exercées par les carpelles. De même, à propos d'un travail de TRECUL sur la structure du grain de blé, il dit que le mésocarpe manque complètement.

ment et ajoute que cette zone avorte par suite des pressions que l'ovule, en se développant, fait subir aux parois de l'ovaire.

J. SACHS [251] admet que la réduction du bois d'automne est due à une différence de pression de l'écorce:

H. NÖRDLINGER [207] montre qu'il existe une pression due à la tension de l'écorce (cité par GROSSENBACHER [87, p. 53]).

H. DE VRIES en 1872 [43] pense que la réduction du diamètre des cellules du bois d'automne provient d'une augmentation progressive de la pression de l'écorce. Plus tard, KRABBE [149] [150] montrera que cette augmentation supposée n'existe généralement pas. En 1875, H. DE VRIES [44] fait des fentes longitudinales dans l'écorce externe d'arbres variés et met des ligatures sur d'autres; l'hiver suivant, il trouve que le nombre de cellules produites sous la ligature est moitié moindre que dans la normale, et 2 à 3 fois plus grand dans l'écorce fendue que dans la normale. De même, il dit en 1876 [45] que le nombre des divisions cellulaires tangentielles du cambium dépend de la pression radiale. En soulevant l'écorce au niveau du cambium [46] il obtient de nombreux grands vaisseaux; pour lui, donc, la pression de l'écorce est un facteur important dans la détermination des dimensions des cellules du bois.

R. STOLL, en 1874 [283], montre que, sous une pression unilatérale, les cellules s'étendent là où il n'y a pas de pression contraire (dans les coupes de bouture, les cellules s'étendent du côté resté libre).

C. DARWIN [34] dit que les vrilles des vignes attachées à un support s'épaississent et durcissent.

M. WESTERMAIER [304] dans ses recherches sur l'intensité de croissance des cellules initiales et des jeunes segments arrive à conclure que des influences mécaniques conditionnent la place définitive des parois et l'arrangement des cellules.

H. NÖRDLINGER [208] suppose que, dans les tiges à sillons longitudinaux, ces derniers sont dus à une pression excessive de l'écorce (cité par J. G. GROSSENBACHER [87, p. 27]).

S. SCHWENDENER [273] montre que le parcours des rayons médullaires s'éloigne de la normale toutes les fois qu'il y a des différences de pression qui entraînent la croissance sur les parties moins exposées à la pression.

E. DETLEFSEN en 1882 [40] explique par un relâchement de l'écorce la croissance excentrique des tiges incurvées.

H. NÖRDLINGER, de même, en 1882, cherche à expliquer la croissance excentrique des tiges par un relâchement de l'écorce [209] (cité par L. H. PENNINGTON [211]).

L. OLLIVIER en 1882 a obtenu, dans la racine de *Faba*, un agrandissement des cellules en diminuant la pression qu'elles supportent [210].

L. KNY dit en 1882 [144] que la croissance excentrique des tiges horizontales ne dépend pas uniquement de l'action de la pesanteur, mais, aussi, de l'éclairage et de la tension transversale de l'écorce.

M. FRANKE confirme les résultats de S. SCHWENDENER concernant l'influence de la pression sur les déviations de tissus. Les anneaux annuels sont plus faibles et sont incurvés sur toute l'étendue des surfaces de contact des racines concruescentes, et sont très développés sur les bords des dites régions [69, p. 328].

A. GEHMACHER en 1883 [75] provoque expérimentalement l'augmentation ou la diminution de la pression de l'écorce sur des arbres ou arbrisseaux de 3 à 6 ans. L'écorce externe est fendue sur certains d'entre eux et, sur d'autres, des ligatures sont appliquées. Le nombre des cellules du liège est inversement proportionnel à la pression et leur diamètre radial est moindre dans les cas où la pression est augmentée, tandis que sous une pression corticale diminuée il se produit le phénomène inverse. Il obtient, de même, un effet semblable sur les cellules du parenchyme cortical sauf que, à la fois, non seulement le diamètre radial des cellules, mais, aussi, le diamètre tangentiel, est moindre sous une augmentation de pression et que les espaces intercellulaires sont comblés. La différence entre l'épaisseur du parenchyme cortical sous l'action d'une augmentation ou d'une diminution de pression est énorme. Dans le bois, le nombre des fibres croît et celui des vaisseaux diminue sous une augmentation de pression.

A. GERBER [76] place des ligatures autour des tiges et voit que la formation du liège est différée ou réduite.

C. E. BERTRAND en 1884 [10] énonce sa loi des surfaces libres. Suivant lui, les productions secondaires tardives dans un organe sont

toujours dues à l'activité d'une assise génératrice à cloisonnements tangentiels dépendant d'une surface libre naturelle ou accidentelle, réelle ou virtuelle. Il appelle surfaces libres réelles la surface du corps de la plante, la surface limite de ses cavités intérieures : lacunes, déchirures, méats (plus généralement toute solution de continuité de ses tissus, en communication ou non avec l'air extérieur) et surfaces libres virtuelles celles des tissus modifiés ou écrasés, en quelques mots, celles des tissus quelconques où la vie se ralentit, tandis que les tissus voisins restent toujours actifs.

F. v. HÖHNEL [116] attribue à la pression de l'écorce des déplacements dans les fibres libériennes de quelques tiges de Dicotylédones.

E. LABORIE en 1884 [165] trouve une augmentation des fibres et une diminution de la moelle dans les pédoncules floraux par rapport au reste de la plante.

R. HOFFMANN en 1885 [118] étudie l'influence de la pression sur la division et la différenciation des cellules dans le cambium des arbres. Quand on supprime la pression, les cellules se divisent rapidement. Même quand la tension de l'écorce est la même tout autour d'une branche, la pression de l'écorce peut être différente en des points différents. Elle est considérable aux proéminences, et peut être nulle et même négative dans les dépressions. Il se forme un plus grand nombre de cellules de bois dans les dépressions que sur les arêtes, jusqu'à ce que les rameaux soient devenus cylindriques. Quand une branche d'arbre se trouve pressée contre des objets quelconques, variés, la croissance radiale est réduite sur le côté en contact dès que la pression atteint une certaine intensité ; les rayons s'étendent vers l'extérieur et deviennent éventuellement parallèles à la surface faisant obstacle.

G. HABERLANDT en 1886 [93] montre que l'espace joue un rôle dans le développement des tissus (les rhizoïdes des mousses vivant en saprophytes remplissent les cellules des organes des plantes mortes qu'elles habitent, même quand elles ont des formes compliquées).

F. BESSER en 1886 [11] dit qu'il y a, dans les pédoncules des fruits, un plus grand développement des tissus mécaniques que dans ceux des fleurs, et qu'il y a un rapport entre leur anatomie et leur fonction.

J. COSTANTIN [32, pp. 138-139] décrit, dans des feuilles aquatiques, un allongement très marqué de l'épiderme produit, soit par un accroissement considérable des cellules dans une direction déterminée (*Hippuris vulgaris*), soit par des cloisonnements répétés dans le sens de la grande longueur de la feuille (*Sagittaire*). Ces résultats auraient été d'ailleurs déjà signalés par MER. De même les tiges des plantes aquatiques subissent (HERTWIG [114, pp. 134 et 142]) une tension, dans le sens de leur longueur, due au courant de l'eau et une extension des cellules dans la direction du courant.

O. MÜLLER en 1887 [196] trouve que le contact détermine plus tôt et avec une plus grande intensité la lignification du sclérenchyme (même dans la partie libre) des vrilles de Cucurbitacées, mais ne considère pas comme vraisemblable l'influence de la tension.

E. DENNERT en 1887 [37] voit un plus grand développement des tissus mécaniques dans les pédoncules des fruits après leur maturation.

De même, K. REICHE en 1887 [239] en étudiant la transformation du pédoncule de la fleur en pédoncule du fruit observe dans ce dernier un plus grand développement des tissus mécaniques.

G. WORGITZKY en 1887 [313] montre que les vrilles qui se sont accrochées à un support deviennent beaucoup plus solides que les autres.

F. ELFVING en 1888 [59] montre qu'il y a, dans les tiges ployées avec force, un épaississement des parois cellulaires sur la face convexe qui se trouve mise en état de tension.

A. GRAY en 1889 [85] trouve les mêmes résultats que DARWIN sur l'épaisseur des vrilles attachées à un support.

R. HARTIG [99, p. 202] explique le processus de la formation des bourrelets dans les blessures par la diminution de la pression de l'écorce sur les tissus sous-jacents (cambium).

J. WORTMANN [314] entoure des tiges de plantes en train de croître avec du fil fort. Les cellules ayant subi la ligature sont plus petites, avec des parois cellulaires fortement épaissies.

R. HEGLER [105] [106] [110] trouve que la résistance des organes végétaux à la traction peut être accrue par la traction mécanique, c'est-à-dire que les organes pourvus de tissus mécaniques en produisent en quantité plus considérable que dans les circons-

tances normales, et que même les organes auxquels du tissu mécanique fait normalement défaut en produisent sous l'influence de la traction (épaisseissement des parois de fibres ligneuses et formation d'éléments mécaniques supplémentaires).

H. L. RUSSEL [250] fait des expériences sur la croissance des champignons inférieurs en liquides agités. Ces champignons se développent, donnant beaucoup de cellules et peu d'hyphes.

J. RICHTER [242] conclut que lorsque des tiges de *Chara* sont soumises à une traction longitudinale, il y a accroissement en force. Il sera critiqué par O. M. BALL [4].

M. von DERSCHAU [38] montre qu'une traction suffisante exercée graduellement sur certains pétioles augmente leur force de rupture et détermine une augmentation des tissus mécaniques. Il trouve un plus grand nombre de cellules.

W. PFEFFER [214] dans un travail classique, qu'il serait trop long d'analyser ici, mesure la force et le travail que peut produire une plante au cours de sa croissance. En utilisant des bandages plâtrés, il peut voir qu'une résistance suffisante empêche la croissance, que dans un moule de plâtre, le méristème originel et le cambium sont dans un état d'inaction et que les cellules qui avaient commencé à se différencier sont plus petites. Il observe aussi beaucoup d'autres détails intéressants.

F. C. NEWCOMBE [202] [203] [204] publie en 1893 et 1894 trois travaux très importants sur le sujet qui nous préoccupe. Il a employé la méthode préconisée par W. PFEFFER [213]. A cet effet, il enveloppe les organes de papier fort et les met dans des moules remplis d'un mélange de plâtre et d'eau [202, p. 3]. Nous ne décrirons pas ici tous ses résultats, nous y reviendrons plus loin ; nous rappellerons simplement que les tissus méristématiques et jeunes peuvent rester un temps indéterminé dans les moules, sans perdre leur capacité fonctionnelle. La période de vie de toutes les cellules peut être prolongée en empêchant leur pleine extension par l'intermédiaire d'une résistance mécanique. Les organes dans lesquels la formation de cavité s'accompagne de la mort des cellules peuvent garder plus longtemps ces cellules vivantes si leur extension est empêchée ; la vie de ces cellules sera d'autant plus longue que l'extension des organes aura été empêchée plus tôt (ceci s'applique aussi à la moelle). Quand

la résistance du centre n'est pas grande et que la plante ne peut plus s'étendre radialement, les tissus croissent vers le centre. Il trouve, d'accord d'ailleurs avec les résultats de A. GERBER [76], que la formation du liège est ajournée ; il explique ceci par la résistance mécanique à l'extension cellulaire, du moins si l'on met le bandage assez tôt pour prévenir l'extension normale des cellules dans lesquelles le phellogène apparaît généralement. Dans tous les cas, la formation du liège apparaît plus tardivement.

F. C. NEWCOMBE [205] dit, en parlant de la réaction des vrilles au contact : Le premier renforcement s'explique comme étant la réponse au contact, l'accroissement est la réponse régulière de la plante à la tension qu'elle supporte.

Pour D. T. MAC DOUGAL [174] l'épaississement des vrilles est dû à la traction exercée par le poids de la tige qu'elle soutient.

R. HARTIG [100] [101] attribue à la pression l'épaisseur croissante des parois cellulaires du bois.

De même A. CIESLAR [29] (Cité par L. H. PENNINGTON [211]).

A. J. PIETERS [218] trouve que les pousses de Poirier et de Pommier portant des fruits sont pourvues de tissu mécanique supplémentaire.

L. KNY [145] par des expériences sur des lanières de pommes de terre tendues artificiellement, sur des racines de fève comprimées entre deux lames de verre et sur des spores d'*Equisetum* également comprimées, montre que les facteurs mécaniques ont une influence sur l'orientation des divisions cellulaires. L'axe du fuseau caryokinétique se place dans le sens de l'étirement et perpendiculairement à la force de pression, et par conséquent, les membranes, se placent perpendiculairement à la direction de la traction, et perpendiculairement aux lames pressantes. Dans un second travail [146] il poursuit ses recherches sur l'action de la pression sur les divisions cellulaires. Il fait des expériences sur des œufs de Fucacées, sur diverses algues et sur des racines et des tiges de quelques Phanérogames. L'accroissement a toujours lieu dans la direction de l'étirement et perpendiculairement à la direction de la pression. Cependant certaines causes externes et même certaines causes internes (processus de développement déterminé par l'hérédité) peuvent agir également et, dans certains cas, contrarier le jeu des forces physiques.

J. RAY [237, p. 252] montre que, chez des champignons inférieurs, l'agitation du milieu de culture accroît la résistance de la plante ; la membrane est épaisse, les cloisons sont nombreuses.

H. TITTMANN, en 1897 [291], emploie la méthode de W. PFEFFER et empêche la croissance en épaisseur des tiges par un manchon de plâtre. Il constate la formation de liège, mais, le nombre des cellules est plus faible ; il n'y a pas eu nécrose de la couche corticale externe provoquée par la pression du pansement et susceptible de donner une impulsion à la formation du liège. Il n'y a pas eu non plus de déplacement de la couche génératrice.

E. KÜSTER [155] observe dans les racines concruescentes que les surfaces de contact s'agrandissent par augmentation de croissance du côté libre, que la segmentation du cambium sous une pression forte n'a pas lieu, enfin il observe une torsion des cellules de cambium, torsion qui est à considérer comme un processus purement physique, la perte de l'orientation normale des cellules du cambium pouvant avoir pour cause la pression unilatérale car ces éléments capables de croître se développent de façon à échapper à la pression.

B. NEMEC [199] [200] dit que les rapports d'espace sont décisifs pour les cellules en voie de division et confirme les résultats de L. KNY, notamment sur les tissus de pommes de terre en extension

W. SCHWARZ [270] attribue à la pression longitudinale une influence prépondérante sur la croissance en épaisseur des troncs et des branches de Conifères (cités d'après L. KNY [146]).

M. THOUVENIN [289] montre que, le développement du tissu mécanique peut être arrêté par un facteur mécanique (traction modérée chez *Zinnia elegans*).

E. KÜSTER [157] [161] dit que dans les pétioles d'*Helleborus niger*, les nouveaux éléments que R. HEGLER disait être la réponse à la tension existent normalement avant que la traction soit appliquée.

R. HARTIG [102], cité par L. H. PENNINGTON [211 p. 276], observe que les arbres soumis à l'action du vent d'ouest produisent des anneaux annuels plus épais sur le côté est que sur le côté ouest (pour lui, la pression due au vent exercerait une excitation sur le plasma de la couche de cambium).

D'après C. F. HOTTES [125] la pression n'a pas d'influence sur les divisions cellulaires.

L. A. BOODLE [17] écrit que les membranes des cellules du liber, du péricycle et des rayons médullaires se lignifient à la suite de la tension produite par le poids de l'inflorescence et des fruits.

H. VÖCHTING [299] ne trouve pas ou presque pas d'augmentation des tissus mécaniques dans les tiges de Soleil ou de Chou chargées de poids.

W. WIEDERSHEIM [307] observe chez *Corylus* une accélération de croissance des branches par la traction mécanique, mais l'expérience est négative chez *Fraxinus*, *Fagus*, *Sorbus*, *Ulmus*.

O. M. BALL [4] dit que les plantes ne répondent pas à la tension par un accroissement de leur force de rupture ni par la production de tissus mécaniques, mais dans les courbures provoquées mécaniquement, il observe une augmentation des tissus mécaniques sur la face convexe ; ce serait d'après lui la différence de nutrition, ou toute autre inégalité, qui serait l'excitation et non la traction.

B. NÈME : [207] comprime entre des lames de verre des bourgeons terminaux : ces derniers deviennent asymétriques. Si la pression est assez forte pour empêcher la croissance dans certaines directions, les divisions cellulaires ne se font pas.

H. KELLER [134] obtient des résultats négatifs en étudiant l'influence de la traction sur le renforcement des éléments mécaniques.

P. SONNTAG [278] attribue l'épaisseur des parois cellulaires du « heartwood » à la pression.

K. GIESENHAGEN [79] parle de polarité du noyau à l'état de repos ; ce dernier ne se divisorait que dans une direction déterminée à l'avance ; mais, il ne serait pas rare que le noyau soit déplacé de sa direction et de sa position primitive par suite de mouvements ayant lieu dans le plasma de la cellule. Ceux-ci seraient dus à des causes internes ou externes. Parmi les causes internes, il faut citer les conditions spatiales de la cellule en voie de division, la figure nucléaire pouvant être forcée à prendre passivement une position oblique, lorsque l'espace dans le sens de son plus grand diamètre est trop limité ; parmi les causes externes : les tractions et pressions mécaniques, etc. ; mais ces causes externes sont à consi-

dérer comme excitation, les facteurs purement mécaniques ne suffisant pas jusqu'à présent à expliquer ces faits.

En 1906, H. v. SCHRENK [261] observe des effets de pression produits par les soies des cocons de « bag worm ». Ces bandes de soie, attachant les cocons aux rameaux, sont trop solides pour que la croissance radiale des rameaux puisse les briser, et H. v. SCHRENK observe, dans ce cas, que les cellules du bois formées sous les ligatures ont un diamètre radial plus petit et des membranes plus épaisses que celles qui sont soumises à une pression normale. De plus, le nombre des vaisseaux semble décroître proportionnellement à la pression.

W. WILDT [308] trouve sous l'influence d'une traction artificielle un renforcement des éléments mécaniques à l'intérieur du cylindre central d'une racine. Il classe les racines en racines nutritives et en racines de consolidation (sans moelle) ; par traction mécanique, il amènerait les racines nutritives à devenir analogues aux racines de consolidation.

H. BÜCHER [26] enferme à la fois les portions supérieures et inférieures des tiges de Ricin dans des moules de plâtre et attache alors ces moules de telle sorte que les tiges, lorsqu'elles s'allongent, sont soumises à une compression longitudinale. Toutes, sauf deux, deviennent courbes ; les deux qui restent droites sont plus faibles en tissus mécaniques que celles des plantes normales.

R. P. HIBBEARD [115] soumettant des tiges et des racines à une traction artificielle, ne trouve pas d'augmentation des tissus mécaniques dans les tiges, cette augmentation est presque nulle dans les racines.

R. PREIN [230] place des racines entre des plaques d'ardoise ; elles subissent au cours de leur croissance ultérieure, un fort aplatissement : le rapport du petit diamètre au grand est de  $\frac{1}{7}$  ; il place aussi des racines jeunes dans des tuyaux de verre : le diamètre de la partie libre est 10 fois plus grand que celui de la partie comprimée. Il observe que les parois des divisions cellulaires se forment le plus souvent dans la direction de la pression. Dans la partie comprimée, les cellules ont une lumière étroite et des membranes épaissies, l'épaisseur des parois étant dans la direction

de la pression. Dans le cambium, les parois tangentielles caractéristiques manquent, le cambium est devenu un tissu de soutien. On n'observe pas d'accroissement, ni de diminution du nombre des vaisseaux, mais leur diamètre est plus petit.

H. VÖCHTING [300] aboutit à des résultats négatifs en étudiant l'influence de la traction artificielle sur le renforcement des cellules mécaniques, alors qu'il constate que les tractions naturelles (poids d'un organe) déterminent le renforcement ou la formation des éléments mécaniques.

J. S. BORDNER [18] trouve que l'influence de la traction se traduit par un renforcement des tissus mécaniques.

D'après K. HABERMEHL [96] la position des fuseaux nucléaires déterminée par les forces de traction et de pression est différent d'un cas à l'autre et on ne peut la préciser à l'avance.

W. HALLBAUER [97] étudie, par la méthode de la mise en plâtre, l'influence de la pression sur la zone de croissance et les premiers stades de développement des plantes. Des divisions cellulaires continent à se produire.

F. KNOLL [143] observe dans des cellules de *Coprinus* une augmentation de l'accroissement due à la tension.

P. SORAUER écrit dans son Handbuch der Pflanzenkrankheiten [279, p. 684 et ss.] qu'un relâchement artificiel de l'écorce agit sur le développement et l'accroissement des cellules du cambium. Plus la pression corticale est faible plus le nombre des divisions augmente dans la direction du rayon du tronc, l'extension de chaque cellule dans le sens radial et tangentiel devient également plus forte.

P. FLASKAMPER [62] explique par des conditions de nutrition différentes l'inégalité de développement des tissus mécaniques observés par H. VÖCHTING dans les pédoncules de fruits pendants ou reposant à terre.

A. GÜNTHER en 1910 [89] puis en 1913 [90] et en 1918 [91] ramène à des influences de pression, s'exerçant pendant leur développement, certaines formes d'organes de fleurs.

L. H. PENNINGTON [211] ne trouve pas qu'une compression longitudinale produise de différence marquée dans le développement des tissus mécaniques.

F. LENZ [171] met des racines de *Lupinus* dans des pan-

sements de gypse. Dans les régions se développant normalement aussi bien que dans celles qui sont comprimées la croissance en épaisseur du cylindre central l'emporte sur la croissance en épaisseur de l'écorce, celle-ci s'arrêtant complètement sous le pansement.

W. D. BRUSCH [25] tend des vrilles avec des poids, il obtient un épaississement des parois de la moelle et une formation plus abondante de xyleme chez *Passiflora coerulea*.

O. SCHÜEPP dans une série d'articles parus de 1912 à 1919 [262] [263] [264] [265] [266] [267] montre qu'il existe, dans les boutons et les bourgeons, des pressions et des tensions qui provoquent la déformation et le déplacement des cellules ; la traction favorise la croissance et la multiplication des cellules et la pression les arrête. K. GOEBEL [32] n'attache pas une grande importance à ces pressions et doute même de leur existence.

E. LÖWI [173] dit, à propos des graines logées les unes contre les autres dans un fruit, que l'espace joue un rôle dans le développement des cellules.

Chez les racines hypertendues P. JACCARD [128] [129] observe un grand développement du système conducteur, une réduction de l'épaisseur des parois des fibres, une augmentation du parenchyme ligneux et une diminution des rayons médullaires, un diamètre plus grand des vaisseaux du bois et une persistance plus prolongée de l'état vivant.

M. MOLLIARD [189] observe, chez des racines comprimées dans des terrains schisteux, les caractères suivants : une réduction de la taille des éléments cellulaires, un arrêt des divisions cellulaires (du moins pour une certaine valeur de la pression), sans que les cellules cessent de vivre ; les éléments vivants ne subissent pas de déformation sensible, mais il n'en est pas de même de ceux qui sont réduits à des membranes (vaisseaux du bois, liège), qui sont fortement aplatis. Les canaux sécrétateurs peuvent ne plus se différencier. Les éléments du bois et du liber se développent surtout parallèlement au plan de pression.

W. GRABERT [83] emprisonne des tiges dans des moules de plâtre recouverts à leur intérieur d'une légère couche de paraffine dissoute dans du xyloïl. Il obtient des résultats anatomiques différents d'une plante à l'autre. Sa technique a été critiquée par

certains auteurs : mais nous verrons plus loin que quelques-uns de ses résultats qui ont été attribués à sa technique doivent être rapportés à une autre cause ; nous avons personnellement retrouvé ces mêmes résultats avec une technique différente.

G. STOYE [284] étudie l'influence de la pression mécanique sur le développement de la partie dure des fruits à noyau. Pour cela, il plonge les fruits jeunes dans du plâtre qui, après durcissement, donne une pellicule mince, et il répète l'opération plusieurs fois jusqu'à obtenir une couche d'épaisseur suffisante. Beaucoup de fruits succombent. Parmi ceux qui résistent, la signification des cellules est empêchée dans les fruits mis dans le plâtre suffisamment jeunes ; dans les fruits plus âgés, elle a lieu malgré le plâtre. Il observe souvent des cellules allongées radiairement. Enfin des divisions cellulaires ont lieu et les parois nouvelles ont une direction radiaire, elles seraient donc dans la direction de la pression ; mais il remarque qu'il est difficile d'expliquer ce phénomène d'une manière satisfaisante, car on est trop peu renseigné sur les tensions de tissus régnant dans les fruits et sur l'influence exacte de la pression mécanique sur les cellules isolées (1).

Auparavant, il avait écrit (pages 31 à 32) que les parois cellulaires se forment surtout dans les cellules allongées et coïncident avec le plus grand axe des cellules (2).

J. G. GROSSENBACHER [87] donne un résumé des théories concernant le développement des cercles annuels des arbres.

En 1916, Mlle LA RIVIÈRE écrit, d'après Mme BLOCH [16, p. 171], un article sur l'influence de la compression sur les tiges. Nous avons cherché cet article à la référence indiquée (*Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, 1916) ; nous n'avons trouvé aucun article de Mlle LA RIVIÈRE sur ce sujet, pas plus dans l'année 1916 que dans les tables rétrospectives de la collection. Il doit y avoir une erreur.

(1) « Eine befriedigende Erklärung für diese Erscheinung ist schwer zu geben, da wir über die in den Früchten herrschenden Gewebespannungen und die genaue Einwirkung des mechanischen Druckes auf die einzelnen Zellen zu wenig orientiert sind. »

(2) « Bemerkenswert ist, dass sich bisher bei allen Versuchen die Zellwände besonders in den langgestreckten Zellen bilden..., die neuen radialen Zellwände fallen mit der grossen Achse der Zellen zusammen... »

G. NICOLAS [206] retrouve, sur une racine comprimée de *Dracaena*, des caractères anatomiques analogues à ceux observés par M. MOLLIARD sur d'autres racines.

W. RASDORSKY [233] [234] fait des recherches sur l'influence de la courbure et de la pression sur les tiges ; les axes chargés sont devenus plus épais, leur stéréome plus précocement développé et rejeté vers la périphérie.

P. JACCARD [130], en 1919, publie un gros ouvrage sur l'accroissement en épaisseur des arbres où il relate un grand nombre d'expériences. Il met notamment des bandages autour des branches et il voit que les cellules de la moelle aussi bien que plusieurs assises du bois de printemps à parois minces ont été aplatis et plus ou moins écrasées.

J. KURZ [164] étudie sur des tiges les répercussions de la pression provoquée par leur contact (*Ficus mysorensis* entouré par *Ficus parasitica*) et trouve qu'aux endroits qui ont subi la pression les rayons médullaires sont détournés de leur parcours normal d'une manière qui répond à une pression radiaire ; pour lui, des couches de tissu du bois se développent malgré la pression très forte.

A. RIPPEL [233] comprime l'axe floral de *Taraxacum* avec des petites planches et considère que les conditions d'espace ont une influence sur l'histologie (cité par E. KÜSTER [161] p. 425).

Mme BLOCH, dans une série d'articles [12] [13] [14] [15] et surtout dans sa thèse de doctorat en 1924 [16], étudie l'action de la pression sur des rhizomes et retrouve expérimentalement les résultats constatés par M. MOLLIARD dans les racines comprimées entre des rochers. D'autre part elle met des jeunes tiges dans des tubes de verre, elle trouve des résultats qui ne sont pas toujours d'accord avec ceux de W. GRABERT et elle attribue cela à une différence de technique. Nous verrons plus loin, en employant une troisième technique, différente, que nous trouvons des résultats tantôt en accord avec les siens tantôt en accord avec ceux de W. GRABERT et qu'il faut attribuer ces différences à un autre facteur.

Mlle ROSKAM [244] examine des tiges de plantes grimpantes et montre que leurs tissus de soutien sont moins résistants vis-à-vis des forces extérieures que ceux des végétaux dressés.

W. SCHWARZ [271] déduit des expériences faites jusqu'à ce

jour que l'influence des actions mécaniques sur la structure des plantes est beaucoup moins importante que celle des conditions de nutrition et de transpiration, les résultats étant incertains ou négatifs ; et répond à des critiques [272].

M. FONTAINE [66] [67] recherche l'action des fortes pressions sur les cellules des feuilles d'*Elodea* ; pour des pressions supérieures à 850 kgs elles meurent, mais des pressions de 600 kgs restent sans effet sur leur vitalité.

H. BOUYGUES [21] essaye de montrer que les cellules et les tissus situés entre l'assise phellogénique et la zone cambiale amortissent les pressions exercées par cette dernière sur l'assise génératrice externe et que par conséquent le cloisonnement tangentiel de cette dernière ne serait pas contraire à la loi de KNY. Ces explications ne nous paraissent pas très probantes. D'abord, elles n'expliquent pas le cloisonnement tangentiel des cellules du cambium qui, situées entre le bois et les tissus externes, subissent de fortes pressions ; de plus, il est indéniable que les déchirures de l'épiderme ou des tissus externes de l'écorce existent ; soit que l'on explique ces déchirures par une pression radiale venant de l'intérieur ou par une traction tangentielle due à la croissance des tissus internes, dans les deux cas, les divisions devraient se faire radialement pour obéir à la loi de KNY. Cet auteur lui même a renoncé à faire entrer dans sa loi l'orientation des divisions cellulaires des assises génératrices ; il a préféré dire que certaines forces internes (processus de développement déterminé par l'hérédité) peuvent contrarier le jeu des forces physico-chimiques [146].

Hitoshi KOJIMA [148] empêche l'allongement des radicules de *Vicia Faba* en les mettant dans du gypse ou dans une solution concentrée de sucre. Les cellules n'ont pas une longueur inférieure à celle des cellules des témoins, ce qui prouverait d'après l'auteur que c'est la cessation des divisions due à une pression mécanique ou osmotique et non la diminution de la taille des cellules qui arrêterait l'allongement.

(A suivre.)

# FRUCTIFICATIONS DU WESTPHALIEN DU NORD DE LA FRANCE

par M. Alfred CARPENTIER

## I. GENRE *CROSSOTHECA* ZEILLER

### 1. *Crossotheca Chailleti* nov. sp. Pl. XLVI, 1-3 ; pl. XLVIII, 1.

Fronde construite, ce semble, suivant le plan de celle que j'ai figurée et décrite sous le nom de *Sphenopteris* aff. *schatzlaicensis* Stur (1).

Un gros rachis, large de 20 millimètres, émet sous un angle aigu une ramification large de 5 millimètres : ces rachis sont légèrement striés dans le sens de la longueur. Fig. 1 pl. XLVI.

Rachis large de 4 à 5 millimètres (rachis II) émettant des ramifications (rachis III) en ordre alterne et sous un angle aigu : on compte 6 de ces rachis III sur un espace de 10 centimètres ; ces rachis solides montrent en leur milieu une forte côte correspondant sans doute au cylindre ligneux.

Rachis III ramifiés ; les rachis IV portent les « pédicelles » qui se recourbent et se renflent fortement à leur extrémité, formant les « folioles fertiles » de R. ZEILLER ; les sporanges (ou microsporanges) mesurent de 1,5 à 2 millimètres et sont en petit nombre (6) par sporophylle (limbe fertile).

La portion de penne représentée fig. 3 montre le passage des parties fertiles et des parties stériles ; chaque pédicelle avec son limbe terminal fertile paraît remplacer une foliole à plusieurs segments.

Les folioles stériles, comme on peut en juger par l'examen des

(1) Cf. *Rev. gén. de Botanique*, XL, pl. 36, fig. 5. 1928.

sommets de pennes figurées (pl. XLVI, 2 et 3) sont découpées en segments obtus, cunéiformes, le dernier segment plus large.

Par ses fructifications à pédicelle très renflé en sa partie terminale, ne comptant que quelques sporanges, cette plante rappelle le *Crossotheca schatzlarensis* Stur sp. (1). Les portions stériles, à folioles découpées en lobes plus ou moins élargis et cunéiformes, sont distinctes de celles du *Sphenopteris (Crossotheca) schatzlarensis* Stur sp. ; elles ressembleraient plutôt à celles de certaines formes considérées parfois comme appartenant au *Sphenopteris Hænin-*



Fig. 1. — Portion de penne stérile de *Crossotheca Chailleti*, n. sp.

*ghausi* Brongniart (2), mais qui se distinguent du type du *Sph. Hæninghausi*, dont les pinnules ont les lobes renflés, arrondis, granuleux.

## 2. *Crossotheca* sp. aff. *Cr. Chailleti*. Pl. XLVII.

Portions de pennes fertiles sans traces, ce semble, de folioles ; à attribuer sous réserves à l'espèce décrite plus haut.

Les limbes fertiles paraissent plus rapprochés des rachis ; les pédicelles recourbés et renflés, les limbes ne portant que quelques sporanges, ce sont là des caractères du type *Cr. schatzlarensis*. Les

(1) Pour la bibliographie, voir KIDSTON : Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain. *Mem. Geol. Surv. Great Britain, Palaeontology*, II, 4, p. 339-41 ; pl. LXXXIX, 1-8.

(2) Cf. KIDSTON : On the microsporangia of the Pteridospermeæ. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Ser. B, vol. 198, pl. 25, fig. 1-2 — Crookall : *Crossotheca* and *Lyginopteris Oldhamia*. *Annals of Botany*, XLIV, pl. 34, fig. 11-12. 1930.

sporanges dans l'ensemble sont peu visibles, peu détachés et les fructifications présentent en général l'aspect de petits organes charbonneux, de petites graines ovoïdes. Les essais pour déceler des spores sont demeurés à peu près vains ; il semble bien que le petit corpuscule partiellement conservé provenant d'une préparation, après traitement par les réactifs oxydants, soit à comparer aux spores des *Cr. schatzlarensis* ; le diamètre en mesure 60  $\mu$ .

Il est possible qu'on ait affaire à des portions fertiles, non encore parvenues à maturité, du *Cr. Chailleti* ; les pédicelles, d'abord très recourbés et reportant les fructifications vers le rachis, pouvaient se déployer lors de la déhiscence des sporanges.

Les plaques schisto-gréseuses, provenant de la fosse Thiers, Anzin (Nord), montrent les empreintes suivantes : *Crossotheca schatzlarensis* Stur sp., *Sphenopteris trifoliolata* Artis sp., *Alethopteris decurrentis* (Artis), un *Sphenopteris* distinct du *Sphenopteris* (*Crossotheca schatzlarensis*) par les segments des folioles non linéaires, mais subobtuses et plus ou moins cunéiformes.

### 3. *Crossotheca schatzlarensis* Stur sp. Pl. XLVIII, 2-5.

Pédicelles plus grêles et plus allongés que dans le cas précédent, renflés fortement dans leur partie terminale ; 5 à 8 sporanges (ou microsporanges) par limbe fertile, chaque sporange mesurant 1,5 millimètre de longueur.

Spores subovales, à ligne triradiée bien nette, longueur 60  $\mu$  ; surface granuleuse ou plutôt paraissant finement et irrégulièrement réticulée (fig. 4) ; dans l'ensemble, spores étroitement comparables à celles que KIDSTON (1) a figurées de la même espèce.

Localité : fosse de Rœulx, Mines d'Anzin (Nord).

### 4. *Crossotheca Crepini* Zeiller

#### A. Pl. XLIX, 1-5.

Limbes fertiles ovoïdes, allongés, longs de 5 à 8 millimètres, portant de nombreux sporanges, longs de 1,5 à 2 millimètres. Folioles fertiles du type sphénoptéroïde (*partim*) décrit par ZEILLER et KIDSTON (2).

(1) KIDSTON, loc. cit. p. 340, text.-fig. 26.

(2) R. ZEILLER : Bassin houiller de Valenciennes. Flore fossile, p. 112, pl. XIII, 1-3. 1888. — KIDSTON, loc. cit. p. 344-46. 1923.

Spores subarrondies subovoïdes, à ligne triradiée nette, à surface paraissant finement réticulée ; dimensions 68 et 54  $\mu$  ; une spore isolée mesure 47  $\mu$ , elle est subtriangulaire, sans doute comprimée ; il faut tenir compte de l'épaisseur de l'exospore ; des spores similaires, isolées, signalées récemment par Ahmet CAN IBRAHIM (1) dans une veine de la Ruhr ont une exospore dont l'épaisseur varie de 8 à 12  $\mu$ .

*Localité* : fosse n° 3, Mines de Marles (Pas-de-Calais). Zone supérieure du Westphalien du Nord.

#### B. Pl. XLIX, 6-9.

Limbe à sporanges longs de 2 millimètres ; microspores mesurant de 70 à 75  $\mu$  de grand diamètre et 50 de petit diamètre.

*Localité* : fosse de Rœulx, Mines d'Anzin.

#### II. GENRE *BOULAYA* NOSTR. GEN. (2)

*Boulaya praelonga* n. sp. Pl. XLVI, 4 ; pl. XLVIII, 6.

Organes allongés, fortement atténus à la base, à bord distal fermé à l'état jeune ; surface finement striée dans le sens de la longueur, parfois costulée, certains organes montrant 6 rides peu accentuées ; longueur variant de 21 à 24 et largeur de 4 à 5 millimètres.

*Localité* : fosse d'Arenberg, Mines d'Anzin (Nord). Sur les mêmes plaques schisteuses, on remarque des empreintes du *Neuropteris Schlehani* Stur et de l'*Alethopteris lonchitica* Schloth. sp.

*Remarques*. — Ces organes sont identiques à celui que Miss BAIKLEY (3) a signalé, en 1932, sous ce titre : « Un sporocarpe probablement attaché à une fronde du *Neuropteris Schlehani* Stur. » Ils paraissent identiques à ceux que j'ai déjà signalés en association avec le *N. Schlehani* et considérés à tort comme des graines ;

(1) Ahmet CAN IBRAHIM : Sporenformen des Aegirhorizonts des Ruhr-Reviers, p. 30, pl. II, 14. Konrad Triltsch, Würzburg, 1933.

(2) Pour la diagnose complète consulter HALLE : The structure of certain fossil spore-bearing organs believed to belong to Pteridosperms. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Tredje Serien.* XII, 6, p. 24-28. Stockholm, 1933.

(3) Nellie M. BLAIKLEY in *Annals of Botany*, XLVI, p. 1.064.

Miss BAIKLEY (1) a en effet démontré la présence de microspores dans ces organes.

Récemment, à la fosse Thiers des Mines d'Anzin (Nord), on a trouvé quelques organes identiques dans un schiste gréseux où abonde l'*Alethopteris decurrentis* Artis sp. et où gisent quelques pennes du *Neuropteris heterophylla* Brongn.

L'attribution au *N. Schlemani* n'étant considérée que comme probable, on peut classer ces organes dans le genre *Boulaya*, le terme spécifique *praelonga* indiquant la plus grande taille, la forme plus allongée par rapport au *B. fertilis* Kidston sp. (2).

Notons que, d'après des récoltes faites à la fosse n° 8 des Mines de Béthune, à la fosse n° 5 des Mines d'Ostricourt, à Casimir-Périer des Mines d'Anzin, les organes fibreux ou *microsporocarpes* sont disposés, groupés suivant le type penné (3).

### III. GRAINES DU *LINOPTERIS MUNSTERI* EICHWALD.

Une plaque schisto-gréseuse, dont les dimensions sont de 18 et 14 centimètres, tracée par de nombreux appendices de *Stigmaria*, présente sur sa surface irrégulière une quinzaine de graines polypières et des débris de pennes du *Linopteris Munsteri* Eichw.

L'amande mesure 14 millimètres de longueur, 6 à 7 millimètres de largeur à quelque distance de la base ; elle s'atténue aux deux extrémités ; les ailes sont larges, mesurent de 3 à 4 millimètres sur certaines graines, leur ornementation consiste en faisceaux dont le parcours est sinueux, dessinant les mailles d'un réseau grossier ; un *reticulum* plus régulier existe à la surface de l'amande qui peut présenter une ou deux côtes. D'après l'examen de ces nombreuses empreintes, elles devaient se prolonger en ailes.

*Remarques.* — Ces graines qui se rangent parmi les *Polypterothecarpus* sont identiques à celles que Miss DIX (2) a décrites récemment en association avec le *Linopteris Munsteri* ; la différence porte sur le

(1) *Loc. cit.*, p. 1067.

(2) Cf. HALLE, *op. cit.* pl. VI, 4-5.

(3) Cf. *Rev. gén. de Bot.*, t. XXIII, pl. 16, 4.

(4) *Annals of Botany*, XLII, p. 1020-23. 1928.

nombre des ailes qui n'a pu être compté exactement sur le matériel anglais très restreint ; on peut les nommer *Polypterocarpus Munsteri*.

L'association des mêmes graines avec le *L. Munsteri*, constatée dans le Westphalien d'Angleterre et du Pas-de-Calais, mérite d'attirer l'attention. D'autant que trois des graines que j'ai signalées montrent, à leur base et dirigées vers cette base, une foliole, longue de 23 millimètres, appartenant à ce *Linopteris*.

Les graines du *L. Munsteri* sont polyptères comme celles du

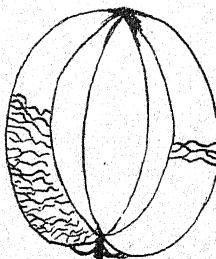


Fig. 2. — Graines du *Linopteris Munsteri*.

*Linopteris sub-Brongniarti* (1) ; de part et d'autre le *sarcostesta* me paraît avoir contenu des fibres ou des faisceaux à parcours irrégulièrement sinuieux, déterminant une sorte de réseau.

*Localité* : fosse n° 9. Mines de Béthune (Pas-de-Calais).

#### IV. RÉSUMÉ. REMARQUES GÉNÉRALES

1<sup>o</sup> On signale, dans la zone inférieure à *Neuropteris Schlehani*, et un peu plus haut, des fructifications du type *Boulaya*, plus longues que celles du *B. fertilis* Kidston sp.

Dans la zone moyenne un *Crossotheca* nouveau, *C. Chailleti*, possède des fructifications rappelant celles du *C. schatzlarensis*, mais des folioles à lobes larges, plus ou moins cunéiformes, non linéaires.

Un *Crossotheca*, fréquent à la fosse n° 9 des Mines de Béthune, le *C. Crepini* Zeiller, possède des spores triradiées, du même type, mais un peu plus grandes que celles du *C. schatzlarensis*.

Sur les déblais de cette même fosse, on a recueilli un fragment

(1) Cf. *Rev. gén. de Botanique*, XXXIX, p. 5. 1927.

de roche schisto-gréseuse couvert de graines polyptères, à ailes larges parcourues par des faisceaux sinueux. Ces graines sont intimement associées au *Linopteris Munsteri* Eichw., association signalée en 1929 par Miss Dix dans le houiller de la Galles du Sud.

2<sup>o</sup> Soulignons tout spécialement le caractère des spores (ou microspores) extraites des sporanges (ou microsporanges) du genre *Crossotheca*. Par leur exospore épaisse et leurs trois lignes de déhiscence, elles ressemblent bien à des spores ou à des microspores.

Les macrospores (ou graines *lato sensu*) qui correspondaient aux divers *Crossotheca* étudiés (*Cr. schatzlarensis*, *Cr. Crepini*, *Cr. Chailleti*) restent à trouver.

En effet, alors que le *Crossotheca Crepini* est relativement fréquent (surtout dans la zone supérieure du Pas-de-Calais), on n'a pas encore, à ma connaissance du moins, observé de graines ou de cupules séminifères en connexion avec le *Sphenopteris (Crossotheca) Crepini*. Même observation pour le *Cr. schatzlarensis*, non rare aux fosses Thiers et de Rœulx des Mines d'Anzin.

Les cupules séminifères, dont j'ai pu recueillir de nombreux spécimens, se rattachent aux *Sphenopteris obtusiloba*, *striata*, *neuropteroides*, dont les fructifications mâles étaient du type *Telangium Benson*, *emend.* Nathorst.

Dans le Namurien de la Basse-Loire où existent cependant des *Lyginopteris* (*Sphenopteris Dubuissoni* Brongn., par exemple), on n'a pas jusqu'ici trouvé de traces de *Crossotheca*; le genre *Telangium* a par contre été signalé. Dans l'état actuel de nos connaissances, les fructifications du type *Telangium* paraissent bien représenter les organes mâles de plusieurs Ptéridospermées, comme les *Poloniea* (*Neuroptéridées*) et les *Boulaya* (*Aléthoptéridées*).

Tout récemment, dans un important mémoire sur des plantes à affinités ptéridospermiques (les *Corylospermacées*) provenant du Trias de l'Afrique du Sud, THOMAS (1) a souligné les ressemblances morphologiques remarquables de certaines fructifications (g. *Pteruchus*) avec les *Crossotheca*. Il est évident que les formes sont compa-

(1) H. Hamshaw THOMAS : On some pteridospermous plants from the Mesozoic rocks of South Africa. *Phil. Trans. Royal Soc. London. Ser. B*. vol. 222, p. 245, 256. 1933.

rables ; mais chez les *Crossotheca* les segments fertiles paraissent généralement symétriques par rapport à un plan (1), les « pédicelles » sont disposés en ordre alterne et distiques ; on ne peut parler d'inflorescences, comme dans le cas des *Pteruchus*.

(1) Cf. KIDSTON, *loc. cit.* p. 354. 1923. — CARPENTIER in *Mém. Soc. Géol. du Nord*, VII, II, pl. IX, 6. 1913.

---

## EXPLICATION DES PLANCHES (1)

## PLANCHE XLVI

*Crossotheca Chailleti* n. sp.

- Fig. 1. — Division du rachis principal.  
 Fig. 2. — Penne en partie stérile ou fertile.  
 Fig. 3. — Id.  $\times$  3.

*Boulaya praelonga* n. sp.

- Fig. 4. — Fragment de penne du *Neuropterus Schlehani*; à droite, une fructification sur une base de pinnule.

## PLANCHE XLVII

*Crossotheca* sp. aff. *Cr. Chailleti*.

- Fig. 1-4. — Pennes fertiles. Gr. 2, 5 ; 2, 5 ; 2 ; 1,6.  
 Fig. 5. — Une spore  $\times$  500.

## PLANCHE XLVIII

*Crossotheca Chailleti* n. sp.

- Fig. 1. — Pennes fertiles, fructifications en capuchon.

*Crossotheca schatzlarensis* Stur sp.

- Fig. 2. — Pédiocelles et fructifications, surtout à gauche  $\times$  2.  
 Fig. 3. — Id. amas de spores  $\times$  162.  
 Fig. 4 et 5. — Spores  $\times$  400 et 430.

*Boulaya praelonga* n. sp.

- Fig. 6. — A gauche une fructification  $\times$  2.

## PLANCHE XLIX

*Crossotheca Crepini* Zeiller

- Fig. 1 et 2. — Franges de sporanges  $\times$  2.  
 Fig. 3 et 4. — Id. amas de spores  $\times$  150 et 205.  
 Fig. 5. — Une spore  $\times$  808.  
 Fig. 6. — Frange de sporanges  $\times$  3.  
 Fig. 7-9. — Id. Spores  $\times$  218, 500 et 540.

(1) Les clichés ainsi que les préparations sont dus au talent de MM. Paul et Alfred LEBLANC que je remercie vivement.

Sans indication de grossissement, l'objet doit être considéré comme figuré grandeur naturelle.

## ACTION DU MILIEU EXTÉRIEUR SUR LE MÉTABOLISME VÉGÉTAL

### II. — L'ABSORPTION DE LA MATIÈRE MINÉRALE ET L'ÉLABORATION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE CHEZ UNE PLANTE HERBACÉE DÉVELOPPÉE A DES INTENSITÉS LUMINEUSES DIFFÉRENTES.

par Mlle J. PANCHAUD

---

De nombreuses recherches ont été entreprises, depuis un siècle, pour connaître l'action des facteurs externes : eau, lumière, chaleur, etc., sur l'organisme animal ou végétal.

Le facteur *lumière* a été considéré surtout au point de vue de l'influence qu'il exerce sur la morphogénèse d'une part et sur la photosynthèse d'autre part. L'étude des modifications qu'il provoque dans les autres parties du fonctionnement métabolique n'a fait jusqu'à maintenant l'objet que d'études fragmentaires.

J'ai étudié ici comment varient : l'eau, les matières minérales et les substances organiques chez *Raphanus sativus* cultivé à différents éclairements.

D'autres recherches entreprises en même temps que celles-ci, avec la même technique de culture, préciseront ce que sont la respiration et l'évolution des matières phosphorées et azotées chez cette même plante.

La technique à adopter pour faire développer les plantes à divers éclairements doit permettre de faire varier uniquement l'intensité lumineuse sans que les autres facteurs : composition qualitative de la lumière, composition chimique du sol, état hygrométrique du sol et de l'air, température, aération des plantes, subissent des variations appréciables.

Les appareils construits par R. COMBES et décrits par lui en

1910 (1), réalisent les conditions requises. Les plantes sont cultivées sous des tentes-abris de forme cubique (fig. 1) à armature en bois sur laquelle sont tendues des toiles à mailles de grandeur variable. Ce dispositif, en tamisant plus ou moins la lumière, permet d'obtenir dans les tentes des éclairements différents sans que la composition qualitative de la lumière soit changée. La ventilation normale est assurée par les dispositifs suivants : les quatre parois verticales du cube sont entoilées en respectant des espaces vides dans le haut et dans le bas pour permettre la libre circulation de l'air ; de plus, en H H', sur le plafond de la tente, est ménagée une ouverture destinée au même usage. Pour empêcher la lumière de pénétrer directement à l'intérieur du châssis, des toiles de protection sont tendues au niveau de ces espaces vides, laissant cependant entre elles et le corps du bâti un intervalle où l'air peut passer ; ce sont : les panneaux C D, qui entourent la base de la tente et protègent l'espace B B', le couvercle E F G, qui emboîte le haut du châssis et voile l'espace libre A A', enfin la toile K, qui couvre l'orifice H H'. L'air circule suivant le tracé des flèches.

Les expériences de R. COMBES ont montré que l'état hygrométrique de l'air et celui du sol étaient les mêmes à l'intérieur et à l'extérieur des châssis.

La grandeur des mailles des toiles a été choisie de manière à réaliser les éclairements suivants : 1/9 de la lumière solaire, 1/3, 1/2, 3/4 ; un cinquième éclairement est représenté par la lumière solaire directe ; les plantes sont cultivées là sans abri.

Les expériences ont été faites sur le *Raphanus sativus* L. variété horticole rond rose à bout blanc, l'une des espèces sur lesquelles R. COMBES a étudié la variation de l'optimum d'éclairement en 1910.

Pour chaque éclairement, on a préparé une série de 11 pots contenant tous la même terre.

Le 10 mai 1933, les graines sont semées dans tous les lots à raison de 20 à 30 par pot.

Les récoltes sont échelonnées au cours de la végétation des plantes et correspondent aux stades de développement suivants :

(1) R. COMBES : Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement. *Ann. Sc. nat. Bot.* 9<sup>e</sup> série, T. XI, p. 75, 1910.

Stade A cotylédons étalés.....	récolte le 23 mai.
— B 4 feuilles.....	— 9 juin.
— C apparition de l'inflorescence.....	— 5 juillet.
— D pleine floraison.....	— 17-22 juillet.
— E fin de la floraison, fruits verts.....	— 21 août.
— F fruits mûrs.....	— 18 octobre.

A chaque récolte, j'ai prélevé, dans tous les lots, un certain nombre d'échantillons, aussi identiques que possible, correspondant

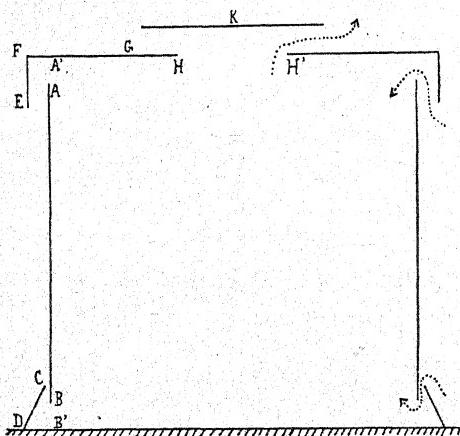


Fig. 1. — Schéma des tentes-abris sous lesquelles les plantes ont été cultivées.

au stade envisagé. Les résultats d'analyses exposés dans les tableaux qui vont suivre sont les moyennes de quatre analyses différentes. Ces résultats sont tous exprimés en grammes.

La détermination de la substance fraîche d'une part, et d'autre part, celle de la substance sèche obtenue par dessiccation des plantes, à l'étuve, à 95°, durant 15 à 18 heures, ont permis, par différence, de calculer la quantité d'eau contenue dans une plante.

Le poids des matières minérales totales d'un radis a été obtenu par la calcination des échantillons dans un four à moufle. On a employé des capsules de platine ou de porcelaine. Les capsules de platine ont été utilisées de préférence aux autres pour l'incinération des échantillons jeunes où la matière végétale était peu abondante.

La différence entre la substance sèche et la matière minérale a donné le poids approximatif de la matière organique.

### I. — Développement général.

La germination débute les 14 et 15 mai aux éclairements 1/9 et 1/3 ; dès le 19 mai, les radis ont germé sous toutes les tentes. Aux éclairements 1/9 et 1/3, les plantes ont des axes hypocotylés très longs, des feuilles cotylédonaires larges, mais fines, souples et vert clair. On observe un phototropisme très net vers le couchant ; ces radis présentent déjà les caractères des plantes d'ombre. Sous les éclairements 1/2 et 3/4, les plantes sont moins hautes, les feuilles cotylédonaires moins larges mais plus épaisses. Enfin, à l'éclairage 1, elles sont très petites, fortement colorées en vert, avec quelques taches rougeâtres sur les bords dues à la présence d'un pigment anthocyanique.

La gemmule et les premières feuilles apparaissent d'abord simultanément aux éclairements 3/4 et 1/2 ; les plantes de l'éclairage 1 présentent un retard de deux ou trois jours. C'est huit jours plus tard que l'on voit se former les premières feuilles à l'éclairage 1/3, tandis que le retard est de quinze jours et plus à l'éclairage 1/9, où certaines plantes même n'auront jamais d'autres feuilles que leurs cotylédons.

Dès le 27 mai, les radis de l'éclairage 1 commencent à se tubériser, cinq jours plus tard ce sont ceux de l'éclairage 3/4 qui présentent une légère hypertrophie de la base de la tige. Sous ces deux tentes, les tubercules deviendront volumineux (25 à 30 cm. de circonférence). Huit à dix jours plus tard, c'est le tour des sujets de l'éclairage 1/2, les tubercules formés ici resteront toujours très petits (2 à 3 cm. de circonférence). Jamais on ne verra de tubercules à l'éclairage 1/9.

Les premières fleurs apparaissent le 5 juillet aux éclairements 1 et 3/4 ; vers le 15, à l'éclairage 1/2, et ce n'est que dans les premiers jours d'août que quelques rares plantes fleurissent à l'éclairage 1/3.

A l'éclairage 1, les fruits sont très nombreux et contiennent des graines qui mûriront parfaitement bien. Le nombre des siliques est par contre beaucoup plus faible à l'éclairage 3/4, où seules quelques rares plantes arriveront à mûrir des graines. Aux éclairages 1/3 et 1/2, on a très peu ou même pas du tout de fruits.

TABLEAU I : Indications numériques rendant compte du développement général des plantes pendant les huit premières semaines.

	A			B			C			
	1/9	1/3	1/2	3/4	1	1/9	1/3	1/2	3/4	1
Longueurs des racines + tubercules...	11,3	7,6	7,5	5,8	5,6	15,0	18,0	19,1	19,4	23,3
Longueur de la tige.....	"	"	"	"	"	"	"	"	"	"
Longueur totale .....	17,7	11,0	9,2	6,9	8,8	20,6	26,3	30,9	34,4	29,0
Longueur des feuilles.....	3,4	3,0	2,1	1,5	0,9	5,6	8,3	11,8	11,7	5,7
Largeur des feuilles.....	1,7	1,6	1,5	1,4	0,9	1,2	2,7	3,2	3,5	2,6

TABLEAU II : Indications numériques rendant compte du développement général des plantes du mois de Juillet au mois d'Octobre.

	D			E			F			
	1/9	1/3	1/2	3/4	1	1/9	1/3	1/2	3/4	1
Longueur des racines + tubercules....	12,0	18,7	23,7	26,7	28,0	26,2	30,7	25,7	28,7	34,7
Longueur de la tige.....	9,6	10,7	40,2	51,5	79,0	41,5	55,0	67,7	92,5	106,2
Longueur totale .....	21,6	19,0	66,0	78,0	107,0	67,5	85,7	92,7	124,0	138,0
Longueur des feuilles.....	7	16,3	21,0	19,0	24,7	13,7	7,0	11,6	17,8	13,6
Largeur des feuilles.....	3,3	5,1	5,8	9,7	12,5	6,1	5,3	8,4	14,1	8,4
Nombre des rameaux.....	0	0	2	4	7	0	3	4	7	3,5
Nombre d'inflorescences.....	0	0	4	9	8	0	2	5	17	65

Les sujets de l'éclairement 1/9 sont morts sans avoir donné jamais plus de deux feuilles. Ils sont étiolés, rampants, peu colorés, à racines fines, longues, peu ramifiées.

C'est donc l'intensité lumineuse 1/3, ou une intensité légèrement inférieure qui représente la quantité de lumière minima nécessaire au développement complet de cette variété de radis.

Les tableaux I et II montrent l'évolution de l'appareil végétatif sous les divers éclairages.

D'après les résultats exposés dans ces tableaux, on constate que *l'optimum d'éclairement pour la croissance des organes en longueur et en surface se déplace, au cours de la vie de la plante, des éclairages faibles vers les éclairages forts.*

Quand la plante est jeune l'optimum se trouve à l'éclairement 1/9. Dès les premiers stades du développement, il se déplace vers les éclairages 1/2 et 3/4, surtout en ce qui concerne l'appareil foliaire. A partir de la floraison, l'optimum se trouve à l'éclairement 1 et y reste, nettement marqué, jusqu'à la fin de la végétation. Les feuilles deviennent petites et rigides sur les plantes cultivées à l'éclairement 1, tandis qu'elles restent larges, minces, et souples aux éclairages 3/4 et 1/2.

## II. — L'eau, la matière minérale, la matière organique.

### A. L'eau.

#### 1<sup>o</sup> Eau accumulée par une plante.

Tableau III : Substance fraîche.

DATES DES RÉCOLTES	STADES	ÉCLAIREMENTS				
		1/9	1/3	1/2	3/4	1
23 mai .....	A	0,295	0,258	0,215	0,197	0,174
9 juin.....	B	0,373	0,875	2,116	3,243	3,516
5 juillet.....	C	0,523	5,046	27,699	40,000	120,500
17-22 juillet .....	D	0,573	8,036	19,465	48,500	183,749
21 août.....	E	Néant	8,840	30,000	125,500	468,750
18 octobre .....	F	"	23,250	107,250	220,000	589,000

Tableau IV : Substance sèche.

DATES DES RÉCOLTES	STADES	ÉCLAIREMENTS				
		1 / 9	1 / 3	1 / 2	3 / 4	1
	Graine	0,011	0,011	0,011	0,011	0,011
23 mai .....	A	0,015	0,014	0,014	0,016	0,017
9 juin.....	B	0,018	0,054	0,159	0,249	0,294
5 juillet.....	C	0,032	0,345	1,863	2,308	6,407
17-22 juillet.....	D	0,034	0,561	1,743	4,720	15,065
21 août.....	E	Néant	0,680	2,218	11,193	60,283
18 octobre .....	F	"	1,509	10,626	25,037	74,351

Tableau V : Eau.

DATES DES RÉCOLTES	STADES	ÉCLAIREMENTS				
		1 / 9	1 / 3	1 / 2	3 / 4	1
23 mai .....	A	0,280	0,244	0,201	0,181	0,157
9 juin.....	B	0,355	0,821	1,957	2,994	3,222
5 juillet.....	C	0,491	4,701	25,836	37,692	114,093
17-22 juillet.....	D	0,539	7,475	17,722	43,780	168,684
21 août.....	E	Néant	8,160	27,782	114,307	408,467
18 octobre .....	F	"	21,741	96,624	194,963	514,649

a) Comparaison à chaque stade des plantes cultivées aux divers éclairements (Tableau V).

Lorsque les cotylédons sont étalés, la quantité d'eau contenue dans une plante décroît régulièrement de l'éclairement 1/9 à l'éclairement 1. A ce stade, les sujets cultivés sous les diverses tentes sont presque tous semblables. Dans la suite, ce sont les plantes cultivées à l'éclairement 1 qui renferment la plus grande quantité d'eau puisque ce sont celles qui prennent le développement le plus considérable.

b) Variation au cours du développement sous chaque éclairement (Tableau V, courbes de la fig. 2).

A l'éclairement 1/9, les plantes n'atteignent qu'un faible déve-

loppement, la quantité d'eau qu'elles contiennent croît régulièrement, mais faiblement, durant toute leur existence. A l'éclairement  $\frac{1}{3}$ , l'eau augmente progressivement au cours du développement,

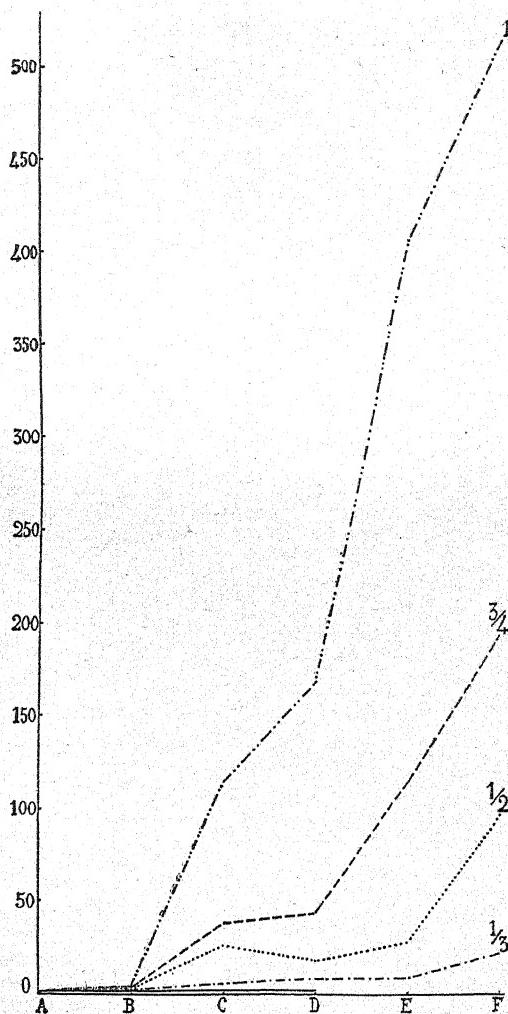


Fig. 2. — Courbes représentant la variation de la quantité d'eau contenue dans une plante au cours de son développement. Comparaison entre les cinq éclairages  $\frac{1}{9}$  (courbe inférieure),  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{3}{4}$ , 1. En abscisses sont portés les différents stades du développement, en ordonnées les quantités d'eau exprimées en grammes.

surtout dans la dernière période de la vie. Aux autres éclairements, la quantité d'eau absorbée et accumulée par une plante s'accroît

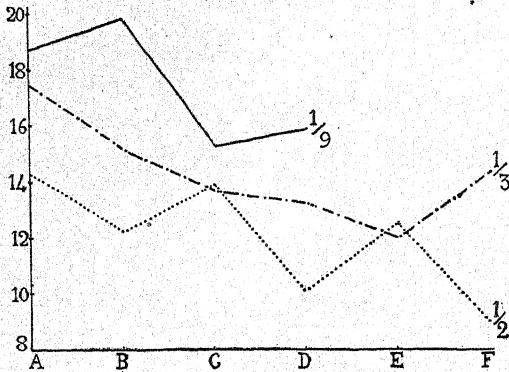


Fig. 3. — Courbes représentant la variation du rapport de la quantité d'eau à la quantité de substance sèche chez les plantes cultivées aux éclairements faibles  $1/9$ ,  $1/3$ ,  $1/2$ . En abscisses sont portés les différents stades du développement, en ordonnées les rapports.

rapidement pendant le début de la formation de l'appareil végétatif ; l'accumulation est d'autant plus grande que l'éclairement est plus

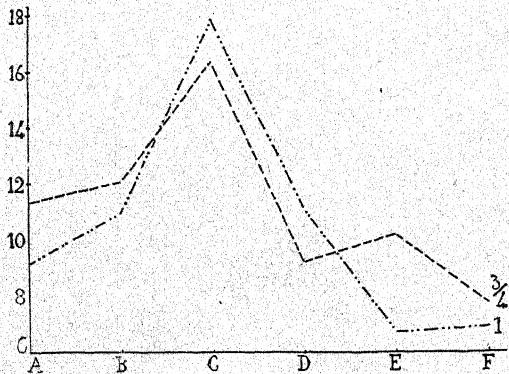


Fig. 4. — Courbes représentant la variation du rapport de la quantité d'eau à la quantité de substance sèche chez les plantes cultivées aux éclairements intenses  $3/4$  et  $1$ . En abscisses sont portés les différents stades du développement, en ordonnées les rapports.

intense ; un ralentissement se produit ensuite, il dure pendant toute la floraison à l'éclairement  $1/2$ , où il y a même perte d'une petite

quantité d'eau ; il n'affecte que le début de la floraison aux éclairements 3/4 et 1. Très vite ensuite les courbes se relèvent, soulignant, par leur montée plus ou moins rapide, le développement considérable des sujets cultivés aux forts éclairements.

2<sup>e</sup> *Rapport de l'eau à la substance sèche* (Tableau VI, courbes des fig. 3 et 4).

*Tableau VI : Rapport de l'eau à la substance sèche.*

DATES DES RÉCOLTES	STADES	ÉCLAIREMENTS				
		1/9	1/3	1/2	3/4	1
23 mai .....	A	18,66	17,43	14,36	11,30	9,23
9 juin.....	B	19,72	15,20	12,30	12,03	10,96
5 juillet.....	C	15,34	13,62	13,86	16,33	17,80
17-22 juillet .....	D	15,85	13,32	10,17	9,27	11,19
21 août.....	E	Néant	12,00	12,52	10,21	6,77
18 octobre .....	F	"	14,41	9,09	7,78	6,92

Aux éclairements 1/9, 1/3, 1/2, les courbes représentant la variation du rapport de la quantité d'eau à la quantité de substance sèche sont assez comparables. Toutes trois présentent une chute plus ou moins rapide au cours du développement ; chute localisée en juin à l'éclairement 1/9 ; chute lente et progressive à l'éclairement 1/3 ; baisse irrégulière à l'éclairement 1/2, où l'on observe la présence de deux ressauts, l'un au début de la floraison, l'autre à la fin.

Aux éclairements 3/4 et 1, l'ensemble du phénomène est différent de celui observé aux faibles éclairements. La matière végétale s'enrichit rapidement en eau jusqu'au début de la floraison, puis s'appauvrit tout aussi rapidement jusqu'à la fin de la vie.

Donc, on peut établir deux catégories distinctes parmi les plantes étudiées. D'une part, celles développées aux éclairements faibles 1/9 et 1/3, chez qui les tissus s'appauvrisent en eau du début à la fin du développement, d'autre part, celles cultivées aux éclairements intenses 3/4 et 1, chez qui l'hydratation des tissus augmente rapidement pendant la première période de formation de l'appareil végétatif, et baisse ensuite de la floraison à la mort. Quant aux plan-

tes de l'éclairement  $1/2$ , la courbe de variation de l'eau au cours de leur vie peut être considérée comme intermédiaire entre celles des groupes précédemment décrits.

Le maximum d'hydratation des tissus est très élevé aux éclaircements  $1/9$  et  $1/3$ , plus faible à l'éclairement  $1/2$ , mais on le trouve au contraire de valeur plus grande aux éclaircements intenses  $3/4$  et  $1$ .

Cette forte teneur en eau caractérise, en lumière atténuee, l'épanouissement des feuilles cotylédonnaires et l'apparition des premières feuilles, en lumière intense, la formation de l'inflorescence.

Le minimum d'hydratation des tissus est d'autant plus faible que les plantes poussent à des éclaircements plus intenses. Il se trouve toujours dans les tissus les plus âgés.

#### B. La matière minérale.

*Matière minérale absorbée et accumulée par une plante* (Tableau VII).

a) *Comparaison à chaque stade des plantes cultivées aux divers éclaircements* (Tableau VII).

Au moment où s'épanouissent les cotylédons, les plantes renferment à peu près la même quantité de matières minérales à tous les éclaircements, mais, aux divers autres stades, l'absorption et l'accumulation des minéraux sont à leur maximum à l'éclaircement  $1$ .

Tableau VII : Substances minérales.

DATES DES RÉCOLTES	STADES	ÉCLAIREMENTS				
		1/9	1/3	1/2	3/4	1
23 mai .....	Graine	0,0004	0,0004	0,0004	0,0004	0,0004
	A	0,0033	0,0032	0,0032	0,0027	0,0030
9 juin .....	B	0,0050	0,0137	0,0373	0,0495	0,0573
5 juillet .....	C	0,0106	0,1111	0,4161	0,4834	1,3502
17-22 juillet .....	D	0,0122	0,1476	0,3829	0,8628	2,8182
21 août .....	E	Néant	0,1837	0,4611	2,1402	10,6406
18 octobre .....	F	"	0,3680	2,3148	4,5275	12,5712

b) *Variation au cours du développement sous chaque éclairement* (Tableau VII, courbes de la fig. 5).

Pour compléter les résultats relatifs à l'absorption des matières minérales et à l'élaboration des substances organiques chez les radis cultivés à des éclaircements différents, j'ai déterminé la quantité de ces substances contenue dans la graine. Une graine de radis renferme 0 gr. 0004 de substances minérales, à peine 4 % de sa substance sèche.

A tous les éclaircements, l'absorption et l'accumulation des matières minérales se font très rapidement durant les premiers mois.

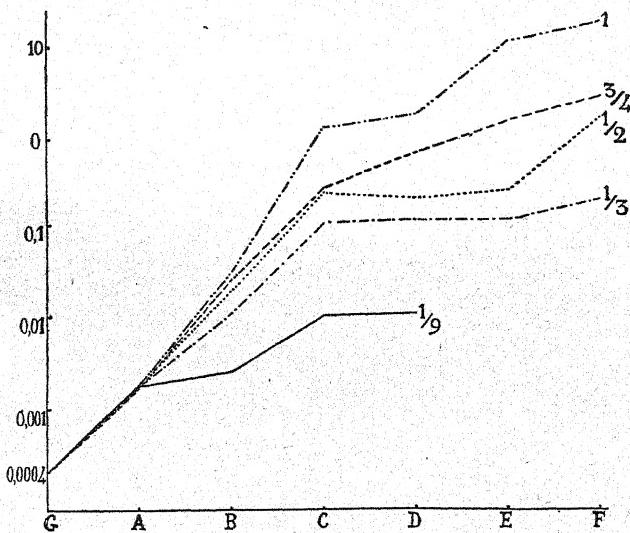


Fig. 5. — Courbes représentant la variation de la quantité de substances minérales contenue dans une plante au cours de son développement. Comparaison entre les cinq éclaircements. En abscisses sont portés les différents stades, en ordonnées les quantités de matières minérales exprimées en grammes.

On observe ensuite un palier, légèrement ascendant pour les éclaircements  $1/9$  et  $1/3$ , présentant un minimum à l'éclaircement  $1/2$ , peu marqué à l'éclaircement  $3/4$ , mais plus net, à l'éclaircement 1.

Pendant la maturation des fruits, au mois de septembre, l'accumulation des minéraux est de nouveau très active.

Ces courbes sont comparables à celles relatives aux variations

de l'eau. Le ralentissement dans l'accroissement de la quantité d'eau et de celle des matières minérales, au moment de la floraison, s'explique par le fait qu'à cette époque les plantes n'augmentent que faiblement de poids.

### C. La matière organique.

#### *Matière organique élaborée par une plante.*

*Tableau VIII : Substances organiques.*

DATES DES RÉCOLTES	STADES	ÉCLAIREMENTS				
		1 / 9	1 / 3	1 / 2	3 / 4	1
	Graine	0,010	0,010	0,010	0,010	0,010
23 mai .....	A	0,011	0,011	0,011	0,013	0,014
9 juin .....	B	0,013	0,040	0,122	0,199	0,236
5 juillet .....	C	0,021	0,234	1,446	1,824	5,057
17-22 juillet .....	D	0,022	0,413	1,360	3,857	12,247
21 août .....	E	Néant	0,496	1,757	9,052	49,642
18 octobre .....	F	»	1,141	8,311	20,509	61,779

a) *Comparaison à chaque stade des plantes cultivées aux divers éclairements (Tableau VIII).*

Du début à la fin de la végétation, c'est à l'éclairement 1 que les plantes élaborent la plus grande quantité de substances organiques.

Ces résultats sont différents de ceux obtenus en 1910 par R. COMBES, qui constatait une variation de l'optimum lumineux pour la production de la substance sèche de l'éclairement 1 / 3 à l'éclairement 3 / 4. C'est cependant la même espèce de radis qui a été cultivée dans les deux séries d'expériences. On ne peut attribuer ces discordances qu'à l'existence de plusieurs races physiologiquement différentes à l'intérieur de la forme horticole Radis rond rose à bout blanc.

b) *Variation au cours du développement sous chaque éclairement (Tableau VIII, courbes de la fig. 6).*

La graine contient 0 gr. 01 de substances organiques, à peu près 96% de sa substance sèche.

A l'éclairement  $1/9$ , l'élaboration des matières carbonées est très faible durant toute la vie.

A tous les autres éclairages les courbes représentant l'évolu-

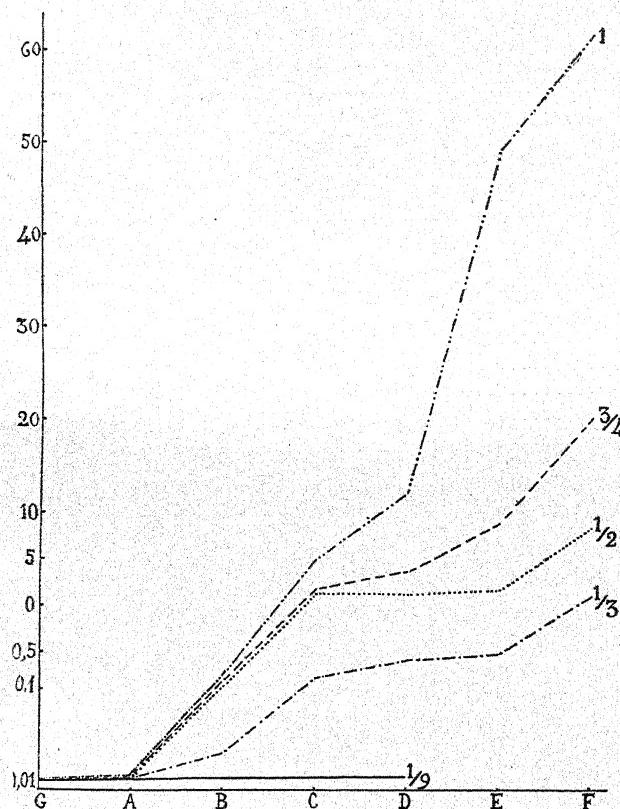


Fig. 6. — Courbes représentant la variation de la quantité de substances organiques contenue dans une plante au cours de son développement. Comparaison entre les cinq éclairages. En abscisses sont portés les différents stades, en ordonnées les quantités de matières organiques exprimées en grammes.

tion des substances organiques chez une plante sont identiques à celles indiquant la variation des matières minérales ou celle de l'eau. Elles présentent un accroissement plus ou moins rapide au début et à la fin du développement et un fléchissement plus ou moins bien

marqué à l'époque qui correspond à la floraison des sujets ayant fleuri.

D. *Rapport de la matière minérale à la matière organique* (Tableau IX, courbes de la fig. 7).

*Tableau IX : Rapport de la substance minérale à la substance organique*

DATES DES RÉCOLTES	STADES	ÉCLAIREMENTS				
		1/9	1/3	1/2	3/4	1
	Graine	0,040	0,040	0,040	0,040	0,040
23 mai .....	A	0,30	0,29	0,29	0,20	0,21
9 juin .....	B	0,38	0,34	0,30	0,25	0,24
5 juillet .....	C	0,50	0,47	0,28	0,26	0,26
17-22 juillet .....	D	0,55	0,35	0,28	0,22	0,23
21 août .....	E	Néant	0,37	0,26	0,23	0,21
18 octobre .....	F	"	0,32	0,27	0,22	0,20

Le comportement des plantes à l'éclairement 1/9, est tout à fait particulier ; la courbe de variation du rapport de la substance minérale à la substance organique croît constamment et régulièrement de la germination à la mort. Les plantes vivent à peine deux mois, et quand elles meurent, la quantité de matières minérales contenue dans les tissus représente plus du tiers de la substance sèche. Chez ces plantes, l'absorption de l'eau et celle des matières minérales sont normales mais l'élaboration des matières organiques est très réduite (la quantité formée au cours du développement est à peine égale à celle existant dans la graine).

A l'éclairement 1/3, la teneur des tissus en minéraux s'accroît très rapidement pendant les deux premiers mois, puis elle diminue ensuite jusqu'à la fin de la végétation. Durant les premiers stades, la nutrition de ces plantes semble prendre le même chemin qu'à l'éclairement 1/9 (accumulation de matières minérales supérieure à celle des matières organiques) mais, quand l'appareil végétatif s'est suffisamment développé, l'élaboration des matières carbonées devient assez active pour faire baisser rapidement le rapport de la matière minérale à la matière organique et changer ainsi la phisyonomie de la nutrition.

Ces plantes auront cependant toute leur vie un taux de matières minérales élevé, oscillant entre 0,47 et 0,29. Les minéraux représentent, lorsqu'ils atteignent la teneur maxima, environ le 1/3 de la substance sèche.

A l'éclairement 1/2, la teneur en substances minérales croît très vite durant la germination, atteint son maximum dans les tout

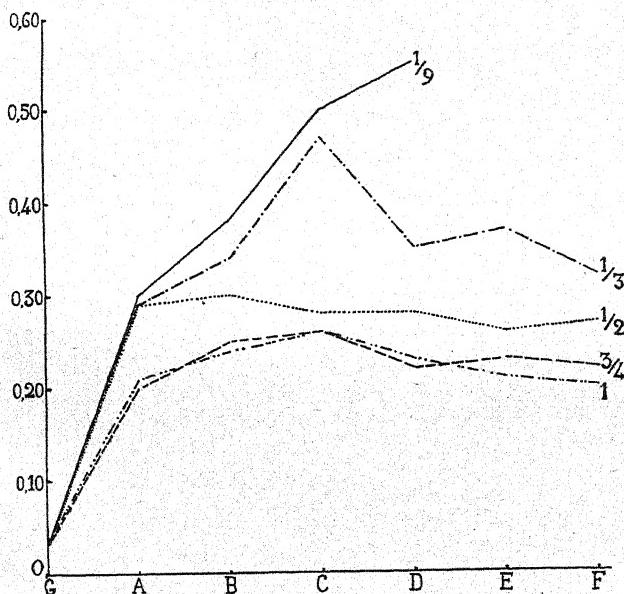


Fig. 7. — Courbes représentant la variation du rapport de la quantité de substances minérales à la quantité de substances organiques chez les plantes cultivées aux éclairements 1/9, 1/3, 1/2, 3/4, 1.

premiers stades, puis reste à peu près constante pendant la fin du développement. Les matières minérales représentent à peu près le 1/4 de la substance sèche.

Enfin, la variation du rapport de la substance minérale à la substance organique est presque identique aux éclairements 3/4 et 1. Jusqu'au moment où ils forment leurs inflorescences, les radis développés sous ces éclairements s'enrichissent plus vite en matières minérales qu'en matières organiques ; mais, dès que leur appareil végétatif commence à prendre le grand développement

qui caractérise ces cultures, c'est le contraire qui se produit. Le taux des minéraux est faible et varie de 0,20 à 0,27. Lorsqu'elle atteint son maximum, la matière minérale n'est plus ici que le 1/5 de la substance sèche de la plante.

En ce qui concerne la nutrition minérale on peut établir une distinction entre les plantes cultivées aux faibles éclairements et celles développées à une lumière intense. Chez les premières, la teneur en matières minérales est élevée et varie beaucoup au cours du développement, tandis que chez les secondes, elle est plus faible et ne présente que de petites variations entre le stade de l'étalement des cotylédons et celui de la maturation des fruits. Les individus cultivés à l'éclairement 1/2 se rapprochent des plantes de soleil par la constance de leur teneur en substances minérales et des plantes d'ombre par leur taux élevé ; elles forment une transition entre les deux modes de nutrition précédents.

On peut distinguer au cours de l'existence d'un radis cultivé à une intensité lumineuse supérieure au seuil, deux périodes : l'une où la matière minérale est absorbée plus vite que n'est élaborée la matière organique et qui s'étend de la germination à la floraison ; l'autre où la substance carbonée s'accumule activement, et qui va de la floraison à la mort.

### III. — Conclusions.

La forme horticole de *Raphanus sativus* mise en expérience présente son développement maximum à la lumière solaire directe.

Les quantités d'eau, de matières minérales, de matières organiques contenues dans une plante, s'accroissent rapidement au début et à la fin du développement, beaucoup plus lentement durant l'époque qui correspond à la floraison.

La marche de l'hydratation des tissus est tout à fait différente aux éclairements faibles (1/9, 1/3, 1/2) et aux éclairements forts (3/4, 1). La teneur en eau diminue plus ou moins régulièrement sous les premiers éclairements, tandis que sous les seconds, la baisse, qui ne commence qu'à la floraison, est précédée d'une augmentation très importante.

La diminution progressive de l'hydratation des tissus chez les

sujets cultivés aux faibles intensités lumineuses est un phénomène facilement expliquable, mais il est plus difficile de comprendre l'ascension de la courbe de variation de la teneur en eau constatée entre la germination et la floraison chez les plantes cultivées aux éclairements intenses. Les causes qui interviennent pour régler cette ascension restent à déterminer.

Les plantes cultivées aux éclairements faibles et aux éclairements forts se comportent d'une façon très différente en ce qui concerne l'absorption et l'accumulation de la matière minérale. La teneur en minéraux est d'autant plus élevée que les tissus se sont constitués sous des éclairements moins intenses. Les différences sont telles que chez une matière végétale appartenant à une même espèce le rapport de la substance minérale à la substance organique peut atteindre respectivement les valeurs, 0,55, 0,47, 0,30, 0,26, 0,26 aux cinq éclairements employés lorsque la minéralisation est au maximum. Le taux de la matière minérale peut donc doubler suivant que les tissus se sont formés à une intensité lumineuse égale au 1/9 de l'intensité solaire directe ou à la lumière solaire directe.

# INFLUENCE DE L'ÉTIREMENT SUR LES CELLULES VÉGÉTALES

par M. Gabriel GARNIER

(Suite)

---

## INFLUENCE DE LA PRESSION SUR LES PREMIÈRES DIVISIONS DES CELLULES ANIMALES

Sans insister beaucoup sur cette question, il est cependant intéressant de rappeler ici quelques expériences sur l'influence de la pression sur la forme des cellules et l'orientation des premières divisions cellulaires chez les animaux ; les résultats étant analogues à ceux obtenus par KNY sur les œufs de *Fucus* et sur les spores d'*Equisetum*.

P. H. DEDERER [35] et N. YATSU [316] compriment des œufs de *Cerebratulus lacteus* (Nemertiens) ; E. B. WILSON [312] et T. H. MORGAN [192] des œufs de *Nereis* (Annélides); E. N. BROWN [24] des œufs de *Cumingia* (Mollusques); E. G. CONKLIN [30] des œufs de *Crepidula* (Mollusques) et tous vérifient que les fuseaux correspondant aux deux premiers sillons se placent, conformément à la règle de O. HERTWIG [113], suivant le diamètre le plus long de l'œuf comprimé, donc parallèlement aux surfaces comprimantes, de sorte que les surfaces de division se trouvent perpendiculaires à celles-ci.

Les expériences sur les Echinodermes sont particulièrement probantes ; H. DRIESCH [49] [50] [51] et ses successeurs H. E. ZIEGLER [317] et H. D. KING [139] (1) démontrent que lorsque des œufs

(1) Voir aussi F. Braem [22] [23].

d'oursins sont aplatis par pression, les fuseaux, à mesure qu'ils se forment, prennent la position de moindre résistance, c'est-à-dire parallèle aux côtés aplatis de sorte que les clivages sont tous perpendiculaires aux surfaces pressantes (alors que normalement le troisième doit être perpendiculaire aux autres c'est-à-dire équatorial) ; l'œuf segmenté a donc l'aspect d'une couronne de 8 cellules, situées toutes dans un même plan, et même de 16, 32 ou 64 cellules (si l'action de la pression continue) ce qui est tout à fait différent de la forme normale. B. DÜRKEN [52, p. 332] en donne un tableau schématique se rapportant à *Strongylocentrotus lividus* (1). Les deux premiers sillons sont normalement verticaux, mais le troisième, au lieu de prendre une direction équatoriale comme c'est normal, prend une direction méridienne (les fuseaux se placent d'après la règle d'HERTWIG parallèlement aux faces comprimantes). Par suite il se forme, au lieu d'une couronne animale et d'une couronne végétative avec chaque fois 4 blastomères, une lame uni-couche de 8 cellules. Si la pression continue il se forme une lame uni-couche de 16 cellules, etc.

Chez les Poissons, E. BATAILLON [8, p. 297], en comprimant entre deux lames verticales des œufs de Vairon (*Phaxinus laevis*) (Téléostéen), voit que le premier sillon, également vertical, est perpendiculaire aux lames.

Les expériences sur les Amphibiens sont aussi nombreuses. E. PFLÜGER [217] comprime des œufs de Grenouille entre 2 lames de verre parallèles. Les œufs prennent la forme d'ellipsoïdes fortement aplatis. Les axes des figures caryokinétiques prennent une direction parallèle aux lames comprimantes et les surfaces de division sont perpendiculaires aux lames. W. ROUX [248] [249], O. HERTWIG [111] [112], G. BORN [19] [20] et E. BATAILLON [8, p. 287] trouvent des résultats analogues. W. ROUX [248] observe notamment que des œufs de *Rana*, passés dans des tubes capillaires étroits et ayant agrandi leur diamètre transversal jusqu'au delà du double, se divisent transversalement aux tubes.

Nous allons maintenant décrire les expériences que nous avons faites, en vue de modifier mécaniquement ou de supprimer des phénomènes de traction, et nous exposerons les résultats anatomiques obtenus par ces expériences.

(1) Voir aussi W. Schleip [258, p. 423]

## II

## Technique.

Nous avons posé des bracelets autour des organes afin de supprimer l'étirement tangentiel. Ne voulant pas employer pour des raisons que nous allons indiquer les mêmes techniques que nos prédecesseurs : moules de plâtre préconisés par W. PFEFFER [213] utilisés notamment par F. C. NEWCOMBE [202] (autour d'une couche de papier fort) et par W. GRABERT [83] (autour d'une couche de paraffine au xylol) ; bandage d'étoffe (P. JACCARD [130]), tubes de verre (Mme BLOCH [16]), nous avons employé des bracelets formés d'une lame de plomb mince et souple, séparés de la tige par deux ou trois épaisseurs d'une bande de caoutchouc large et très mince. Nous avons maintenu le tout en place avec du fil de fer fin et résistant. Il n'y eut point, sauf très rarement, de blessures des tissus (la compression se faisant par la propre croissance des organes) ; les bords supérieur et inférieur de la lame de plomb, cette dernière étant assez souple, se recourbant légèrement vers l'extérieur à la limite du fil de fer, la bague se moule vers ses extrémités sur la tige, faisant ainsi une transition moins brusque que si elle avait été en verre ou en plâtre. De plus, cette méthode a l'avantage d'éliminer l'objection faite à W. GRABERT par Mme BLOCH à cause de sa paraffine au xylol qui pourrait provoquer une excitation chimique (nous discuterons la valeur de cette objection dans le paragraphe g. du IV<sup>e</sup> chapitre).

Ces bagues ont aussi l'avantage de pouvoir se poser en n'importe quel endroit des tiges, ce qui ne serait pas possible, pour les tiges épaisses, avec les tubes de verre. Elles ont, sur les bandages d'étoffe employés par P. JACCARD, l'avantage de ne pas abîmer la surface des tiges (résultat que l'on pourra contrôler dans les photographies données dans les chapitres suivants), les surfaces des tiges expérimentées par P. JACCARD étant, d'après cet auteur, « comme gaufrées par l'impression du tissu du bandage sur l'écorce » [130, p. 144].

Nous donnons, dans la photographie n° 7 (pl. XIII) une vue d'une de ces bagues en place (sur *Helianthus*). On voit le caoutchouc dépassant la lame de plomb, laquelle s'est moulée sur la tige en dehors des fils de fer.

La hauteur de ces bagues varie de 1 cm. 5 à 3 cm selon les cas.

## III

**Expériences sur le fruit de *Cucurbita maxima* Duch.**

Nous avons mis des bracelets de caoutchouc entouré de plomb autour de jeunes fruits de Potiron ; nous nous sommes adressés de préférence à une variété très vigoureuse, le potiron « gros gris de Boulogne ». Le fruit, ne pouvant croître à l'endroit du bracelet, s'est développé beaucoup à ses deux extrémités restées libres et a pris rapidement une forme d'haltère [phot. n° 8 (pl. XIII)].

Nous nous contenterons d'en décrire un exemplaire. Celui-ci a été cultivé au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau. Le bandage a été posé le 31 août et enlevé le 15 septembre ; il avait une largeur de 2 cm.5 à 3 cm. environ. Le fruit, une fois cueilli, avait une longueur de 29 cm, une épaisseur de 13 cm. sous le bandage, de 20 cm. 5 du coté du pédoncule et de 22 cm. à l'autre extrémité.

Nous ne donnerons pas la description anatomique du fruit normal du Potiron. Nous renvoyons pour cela aux descriptions de A. YASUDA [315], K. G. BARBER [4] et J. MOELLER [182] ; nous rappellerons simplement que l'épicarpe est formé de cellules palissadiques plus allongées radialement que tangentiellement, que la chair du fruit est formée de cellules de taille variable ; très petites dans l'hypoderme, ces cellules vont s'agrandissant vers l'intérieur. Vers le centre, il y a une grande masse de fibres entourées par le reste du parenchyme démolî. Si, après inclusion dans la paraffine (après passage dans le salicylate de méthyle), on fait une coupe longitudinale dans notre exemplaire encerclé, nous voyons d'abord que, dans la partie comprimée, la cavité est nulle ou presque inexisteante.

Si nous regardons au microscope la région externe des différentes parties du fruit, nous voyons qu'elle est, dans la partie renflée, tout-à-fait analogue à celle d'un potiron normal de même diamètre, elle présente un épiderme palissadique formé de cellules allongées radialement, le diamètre radial variant de 25 à 38  $\mu$ . et le diamètre tangentiel de 14 à 18  $\mu$ . Quand aux cellules des premières couches sous-épidermiques, elles sont à peu près isodiamétriques, de dimensions variant de 15 à 25  $\mu$ . Nous donnons, dans la fig. 19, le dessin de quelques rangées de cellules externes de cette région.

Dans la partie comprimée, située près des bords de la bague (fig. 20), l'épiderme est plus allongé radialement, 35 à 45  $\mu$ , et moins tangentiellellement, 11 à 18  $\mu$ ; quant au tissu sous-épidermique, il présente des cellules un peu plus grandes que dans la région normale, avec tendance à l'allongement radial et quelques divisions avec parois tangentielles ou obliques. Dans la partie comprimée située à égale distance des deux bords de la bague la tendance à l'allongement radial subsiste dans les tissus externes, et les parois des divisions sont tangentielles ; l'allongement radial devient très grand quand

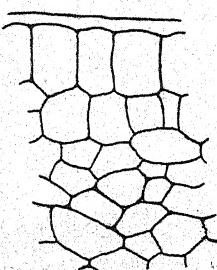


Fig. 19.— Cellules périphériques de la région normale du Potiron représenté dans la phot. 8 de la planche XIII ( $\times 340$ ).

on s'enfonce vers l'intérieur du fruit. Cet allongement radial de l'épiderme et ces divisions tangentielles ou obliques du tissu sous-épidermique seront à rapprocher de ce que nous rencontrerons plus loin dans les tiges de *Dahlia* ou d'*Helianthus*.

Enfin, la partie de transition qui joint superficiellement la partie comprimée à la partie renflée normale (phot. 8, pl. XIII) et qui a une direction presque perpendiculaire à l'axe du fruit, est de beaucoup la plus intéressante. Elle présente en coupe longitudinale (phot. 9 pl. XIV) un épiderme formé de cellules de diamètre radial variant de 16 à 24  $\mu$  et de diamètre tangentiel variant de 5 à 19  $\mu$ . Quant au tissu sous-épidermique, il est formé de cellules très allongées et étirées tangentiellellement et présentant de nombreuses divisions perpendiculaires à la surface de l'organe. Ces cellules peuvent dépasser 80  $\mu$  de longueur et leur diamètre radial tombe généralement à 7 ou 15  $\mu$ .

Nous pouvons, nous semble-t-il, expliquer comme suit ces modifications. Du fait de l'afflux de sève, les deux extrémités du fruit ont tendance à se développer normalement ; la partie maintenue par le bandage ne peut s'accroître et les cellules de la région de transition, comprises entre une partie qui se développe beaucoup et une autre qui ne peut suivre cet accroissement, se trouvent soumises à une traction et par suite, sont étirées tangentiellement. Cet étirement non seulement influencerait le sens de la croissance des cellules, mais encore provoquerait des divisions cellulaires ou au moins en déter-

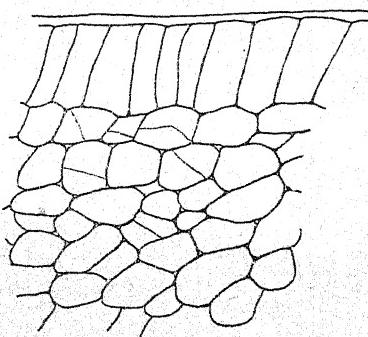


Fig. 20.— Cellules périphériques de la région située sous le bandage du Potiron représenté dans la phot. 8 de la planche XIII ( $\times 340$ ).

minerait le sens ; ces divisions se font perpendiculairement à la direction de l'étirement, comme nous l'avons vu déjà pour les cellules épidermiques du Gui ; les cellules de cette région de transition sont, en somme, comparables à celles que nous avons rencontrées dans la galle de Marguerite, particulièrement dans la région qui fait transition entre le côté normal du rhizome et la tumeur.

Nous avons ainsi, en provoquant mécaniquement une inégalité de développement dans deux parties d'un même organe, déclenché un étirement des cellules situées dans la région de transition joignant ces deux parties, étirement qui est du même ordre que ceux que nous avons cités dans les deux premières parties de ce travail.

Nous voyons, d'après les chiffres, que les cellules de l'épiderme, sont, dans cette région, un peu moins allongées radialement

que dans la partie normale ; cela est peut-être dû à la traction tangentielle, mais, on pourrait se demander pourquoi elles ne sont pas, comme les autres cellules sous-épidermiques, allongées tangentially. Il nous est difficile de répondre à cette question ; peut-être est-ce à cause de leur grande capacité normale de division. Dans les fruits de Potirons normaux, même dans les exemplaires très gros, les cellules de l'épiderme gardent toujours cette forme palissadique (BARBER [5], YASUDA [315], MOELLER [182]) comme d'ailleurs dans beaucoup de fruits [71], et elles se divisent forcément facilement pour suivre les dimensions du fruit qui peut arriver à peser près de 100 kilos.

Quant à leurs dimensions tangentielles qui, elles, sont plus réduites, nous pouvons penser que les cellules épidermiques se sont, sous l'action de la traction, divisées activement par des cloisons radiales, comme les cellules des couches sous-jacentes ; mais, il ne nous a pas paru possible de faire la distinction entre les parois jeunes et celles qui limitaient primitivement la cellule, comme nous avons pu le faire pour les cellules sous-jacentes. Dans ces dernières les membranes radiales secondaires sont un peu ondulées ; nous pouvons peut-être expliquer ce fait de la manière suivante : sous l'action de la traction, les cellules ont été étirées parallèlement à la surface et se sont divisées une ou plusieurs fois ; mais, l'étirement continuant, a pour effet de réduire l'épaisseur de la cellule, comme un tuyau ou un ballon de caoutchouc que l'on étire par ses deux extrémités diminue d'épaisseur, et les jeunes membranes se sont trouvées comprimées entre les deux parois tangentielles ; étant probablement peu résistantes, du fait de leur jeune âge, elles ont pris cette forme ondulée.

Quant aux cellules de la région comprimée, (fig. 20), leur direction oblique peut s'expliquer soit par la traction exercée par les cellules de la région de transition voisine, traction qui se serait transmise jusqu'à elles ; soit par la pression exercée par le bandage, pression qui les chasserait vers cette région libre ; il est probable que les deux facteurs entrent en jeu.

#### IV

#### Expériences sur diverses tiges

Nous avons posé des bagues sur des tiges de nature différente. Notre but, était, en empêchant la croissance radiale de la tige,

de supprimer l'étirement tangentiel qui lui est consécutif et de voir si les divisions cellulaires par des parois radiales, dont nous avons déjà parlé, ont lieu quand même. Ces bagues font, il est vrai, intervenir une autre influence, la pression, dont nous reparlerons plus loin.

a) *Tige de Rosa L.*

La bague est restée en place du 1<sup>er</sup> juillet 1931 au 12 juin 1932. La partie encerclée présente un diamètre de 5 mm. 2 environ, tandis que la partie normale du même entremet, mais assez loin du bourrelet situé immédiatement au-dessus de la bague, a 6 mm. environ de diamètre. La tige normale présente un épiderme avec forte cuticule formé de cellules ayant pour dimensions, en ne tenant pas compte de la cuticule, c'est-à-dire pour dimensions intérieures, dans le sens tangentiel : 31 à 50  $\mu$  et dans le sens radial : 14 à 15  $\mu$ .

Le parenchyme cortical, collenchymateux vers l'extérieur, est formé de cellules plus allongées tangentiellement que radialement, leur diamètre tangentiel allant de 20 à 73  $\mu$  dans le collenchyme, de 35 à 116  $\mu$  dans le parenchyme interne et le diamètre radial variant de 14 à 20  $\mu$ . En dessous nous voyons des flots de fibres, ces flots sont souvent brisés du fait de la croissance des tissus internes. (phot. 10 pl. XIV). Nous observons en outre de nombreuses divisions radiales dans le parenchyme cortical, du moins dans les cellules les plus étirées tangentiellement, ainsi que dans l'épiderme. Dans ce dernier, sur 100 cellules nous en avons trouvé 29 présentant une division radiale, soit environ 1 cellule sur 3 ou 4.

L'anneau ligneux, très épais, présente de nombreux vaisseaux.

La moelle ne présente pas de cavité en son centre.

Dans la partie dont la croissance a été empêchée par la bague nous trouvons des cellules épidermiques beaucoup moins allongées tangentiellement, leur diamètre tangentiel variant de 19 à 41  $\mu$  et leur diamètre radial de 14 à 16  $\mu$ ; de même le diamètre tangentiel des cellules du collenchyme varie de 14 à 32  $\mu$  et celui des cellules du parenchyme cortical interne de 34 à 53  $\mu$ , leur diamètre radial varie de 9 à 18  $\mu$ .

Les flots de fibres ne sont pas rompus (phot. 11, pl. XIV), le bois est beaucoup plus compact, les vaisseaux plus rares et leur lumière plus petite.

Les divisions cellulaires radiales n'existent pas ou extrêmement rarement dans le parenchyme cortical; dans l'épiderme, elles sont beaucoup moins fréquentes que dans la tige normale (en effet nous n'en trouvons que 8 sur 100 cellules, soit une sur 12 ou 13 cellules).

La moelle ne montre pas de changement sensible.

En résumé, la bague a empêché la tige de croître en épaisseur et a, de ce fait, supprimé la traction tangentielle des tissus périphériques (la preuve en est dans la suppression de la rupture des îlots de fibres péricycliques) et l'étirement consécutif à cette traction comme le montrent les dimensions des cellules; il en est résulté une suppression des divisions cellulaires dans l'écorce et une réduction très grande du nombre des divisions dans l'épiderme, puisqu'au lieu d'avoir en moyenne une division sur 3 et 4 cellules, nous n'en avons qu'une sur 12 ou 13 cellules; il est probable que ces dernières divisions cellulaires s'étaient déjà faites avant la pose de la bague et que nous les aurions empêchées si notre bague avait été posée plus tôt.

### b) Tige de *Prunus Laurocerasus* L.

Bague posée au début d'avril 1931; tige cueillie le 17 août de la même année.

La partie encerclée a un diamètre de 3 mm. 5, et la partie normale au-dessous du bourrelet un diamètre de 5 mm. 6.

Dans la partie *normale* (phot. 12, pl. XIV), l'épiderme est rompu en différents endroits, il s'est formé plusieurs couches de liège, l'écorce montre des cellules plus allongées tanguellement que radialement (alors que leur diamètre radial ne dépasse généralement pas 38  $\mu$  leur diamètre tangentiel atteint souvent 120  $\mu$ ). Certaines cellules, parmi les plus étirées, se sont divisées par des cloisons radiales.

L'anneau libéro-ligneux est très développé et a en moyenne une épaisseur de 1 mm. 55.

La moelle assez réduite ne présente pas de cavité centrale.

Dans la partie *encerclée* (phot. 13, pl. XIV) nous voyons un épiderme intact, non rompu, il n'y a pas eu formation de liège (nous retrouvons ici les résultats de F. C. NEWCOMBE); les cellules corticales isodiamétriques, ou à peine un peu plus longues tanguellement que radialement, ne montrent pas de divisions.

L'anneau libéro-ligneux est beaucoup moins développé (0 mm. 48 d'épaisseur).

La moelle ne présente aucun changement.

Nous avons donc, en supprimant l'étirement tangentiel, empêché la formation des parois radiales dans les cellules du parenchyme cortical.

#### c) Tige de *Cornus mas* L.

Nous avons posé des bagues sur trois tiges de diamètre différent que nous désignerons par des lettres :

A : dont la partie encerclée avait un diamètre de 3 mm. 6.

B : dont la partie encerclée avait un diamètre de 4 mm.

C : dont la partie encerclée avait un diamètre de 5 mm. 9.

En coupant d'abord l'exemplaire C nous voyons, dans la partie encerclée, des cellules étirées tangentiellement avec des divisions par des parois radiales ; on serait donc tenté de dire que la bague n'a pas empêché les divisions radiales ; mais en coupant une tige normale de même diamètre que la partie encerclée et cueillie le jour de la pose de la bague, nous voyons que ces divisions existaient déjà.

La bague a donc été posée trop tard pour supprimer ces divisions. De même l'assise subéro-phellodermique avait déjà fonctionné ; mais elle n'a pas continué en dessous de la bague, car nous ne trouvons en moyenne que 4 assises formées, alors que dans la partie normale au-dessus de la bague, nous en trouvons 6 à 8.

Nous avons alors étudié l'exemplaire B de diamètre plus petit ; les divisions radiales étaient plus rares que dans la partie normale, mais existaient encore.

Nous avons enfin étudié l'exemplaire A et c'est celui-ci que nous décrirons avec un peu plus de détails.

La bague a été posée le 25 mai 1931 et enlevée le 26 juillet. La partie encerclée a un diamètre de 3 mm. 6 environ et la partie normale, au-dessus du bourrelet, 5 mm. 8.

Nous renvoyons pour la description anatomique normale des Cornacées aux ouvrages de A. L. FAURE [60], J. MOELLER [181] et A. SERTORIUS [276].

Dans la partie *normale* de l'entre-nœud considéré, l'assise subéro-phellodermique a fonctionné et a donné 4 à 6 assises de cellules.

Les cellules épidermiques, en ne tenant pas compte de la cuticule, ont leur diamètre tangentiel variant de 28 à 41  $\mu$  et leur diamètre radial de 8 à 14  $\mu$ .

L'écorce externe a aussi ses cellules plus allongées tangentiellement, leurs dimensions variant dans cette direction de 45 à 60  $\mu$ , tandis qu'en direction radiale, elles varient de 20 à 30  $\mu$ . De même les cellules de l'écorce interne ont leur diamètre tangentiel variant de 34 à 115  $\mu$  et leur diamètre radial de 14 à 29  $\mu$ . Les cellules les plus étirées, celles dont le diamètre tangentiel varie de 80 à 115  $\mu$  et le diamètre radial de 14 à 23  $\mu$ , sont divisées par des parois radiales.

Les fibres péricycliques sont écrasées et allongées tangentiellement.

L'anneau libéro-ligneux est très épais.

La moelle très réduite ne présente pas de cavité en son centre.

Dans la partie *encerclée*, on ne voit pas de formations subérophellodermiques, sauf en de très rares endroits.

L'épiderme a ses cellules quelquefois légèrement plus allongées radialement (diamètre radial 20 à 24  $\mu$ , diamètre tangentiel 14 à 35  $\mu$ ).

L'écorce a ses cellules externes arrondies et de faibles dimensions (20 à 29  $\mu$ ) et ses cellules internes beaucoup moins étirées que dans les parties normales, le diamètre tangentiel variant de 43 à 73  $\mu$  et leur diamètre radial de 9 à 29  $\mu$ . (Les très petites dimensions du diamètre radial n'existent que dans quelques cellules écrasées.)

Sauf de très rares exceptions, les nouvelles parois radiales ne se sont pas produites dans les cellules de l'écorce.

Les fibres péricycliques sont écrasées comme dans la partie normale.

L'épaisseur de l'anneau libéro-ligneux, quoiqu'assez importante, n'atteint cependant que les  $\frac{2}{3}$  de celle de la partie normale. L'assise génératrice libéro-ligneuse a fonctionné un peu, mais les éléments formés ne se sont pas différenciés.

Les vaisseaux du bois sont souvent déformés de même que le parenchyme ligneux mais non les rayons médullaires.

La moelle ne montre pas de changements appréciables.

En résumé, en posant des bagues, assez tôt pour empêcher l'étirement tangentiel des cellules de l'écorce d'atteindre une certaine importance, nous avons supprimé la formation des parois radiales.

*d) Tige d'Acer Pseudoplatanus L.*

Nous avons posé des bagues sur des nombreuses tiges d'*Acer Pseudoplatanus*. Nous ne décrirons que deux exemplaires.

*Exemplaire A*

Bague posée à la fin d'avril 1931 sur une tige de l'année précédente et enlevée le 13 septembre. La partie normale de l'entre-nœud avait en moyenne 5 mm. de diamètre, la partie encerclée n'en avait que 3.

Pour la description détaillée des tiges d'*Acer Pseudoplatanus* nous renvoyons à l'ouvrage de J. MOELLER [181, p. 267-270].

La partie *normale* de l'entre-nœud présente un épiderme déchiré et 12 à 13 assises de formations subéro-phellogermiques, d'une épaisseur totale de 82  $\mu$ .

L'écorce a une épaisseur d'environ 190  $\mu$ , elle est collenchymateuse vers l'extérieur. Ses cellules sont souvent allongées tangentiellement et présentent, du moins les plus étirées, des parois de divisions radiales aussi bien dans le collenchyme que dans le parenchyme plus interne. Les cellules collenchymateuses sont très variables en dimensions ; il y en a de petites et d'autres très étirées pouvant atteindre 95  $\mu$  dans le sens tangentiel, leur diamètre radial est plus constant et ne varie que de 8 à 17  $\mu$ .

Il en est de même du parenchyme cortical interne, bien que les cellules aient des formes encore plus variées. Leur diamètre radial varie de 10 à 30  $\mu$ , leur diamètre tangentiel atteint souvent 80, 90 et même 103  $\mu$ . Bien entendu, ces cellules étirées présentent de jeunes parois radiales à leur intérieur.

Les fibres libériennes se trouvent sur 2 rangs : un rang externe interrompu çà et là, mais, cependant presque continu (quelquefois ces fibres sont étirées tangentiellement : 54  $\mu$  sur 13), enfin un second rang plus interne formé de petits paquets isolés.

L'épaisseur du liber entre les fibres externes et le bois est en moyenne de 233  $\mu$ .

Le bois a une épaisseur de 1178  $\mu$  environ.

Les cellules de la moelle sont généralement isodiamétriques, légèrement allongées radialement sur la périphérie. La moelle a un diamètre moyen de 1420  $\mu$ .

Dans la partie *encerclée* qui, elle, n'a que 3 mm. de diamètre, l'épiderme est aussi déchiré, l'épaisseur du liège n'est que de 51  $\mu$  il est composé de 8 à 9 assises environ.

L'épaisseur de l'écorce est de 160  $\mu$  environ.

Les cellules collenchymateuses sont petites, le plus souvent isodiamétriques, quelquefois légèrement allongées tangentiellement, leur diamètre radial variant de 8 à 16  $\mu$  et leur diamètre tangentiel de 8 à 32  $\mu$ . Elles ne présentent pas les divisions radiales que nous avons rencontrées dans la tige normale. En supprimant l'étirement tangentiel, nous avons donc, encore une fois, supprimé les divisions radiales.

Le parenchyme plus interne, lui, présente encore quelques divisions radiales, mais en très petit nombre ; la dimension radiale des cellules varie de 10 à 27  $\mu$  et la dimension tangentielle ne dépasse pas 46  $\mu$ .

La deuxième rangée de fibres, la plus interne, n'existe pas.

L'épaisseur du liber entre les fibres et le bois est en moyenne de 216  $\mu$ .

Le bois a une épaisseur de 513  $\mu$  et ses cellules sont beaucoup plus petites que dans la partie normale.

La moelle a un diamètre moyen de 1160  $\mu$ .

#### *Exemplaire B.*

Bague posée en Mai et enlevée le 1<sup>er</sup> Juillet 1931.

La partie encerclée a un diamètre moyen de 4 mm. 2, alors que celui de la partie normale du même entre-nœud, au-dessus de la bague, est de 6 mm. 2.

La partie *normale* (photo 14, pl. XV) montre un épiderme déchiré dont les cellules ont en moyenne 24  $\mu$  en direction tangentielle sur 14  $\mu$  en direction radiale. Les formations subéro-phellodermiques présentent 7 à 8 assises.

Le collenchyme a ses cellules allongées tangentielle (leur diamètre radial variant de 8 à 14  $\mu$  et leur diamètre tangentiel de 32 à 55  $\mu$ ) et présentant des divisions radiales.

Les cellules du parenchyme interne mesurent en direction radiale : 13 à 15  $\mu$  et en direction tangentielle : 48 à 90  $\mu$ ; les plus allongées sont en face des nombreuses fractures de l'anneau fibreux. Les fibres, elles, sont en certains endroits étirées tangentiellelement ; elles peuvent atteindre dans cette dernière direction 102  $\mu$ .

L'épaisseur de l'écorce entre le liège et le cercle fibreux varie de 164  $\mu$ , en face des îlots de fibres, à 247  $\mu$  en face des fractures.

L'épaisseur de la partie de la tige comprise entre les paquets de fibres extérieures et le bois varie de 164  $\mu$  à 205  $\mu$ .

Le bois a une épaisseur de 1096  $\mu$ .

La moelle, formée de cellules iso-diamétriques, sauf sur la périphérie où elles sont plus allongées radialement, est circulaire et a un diamètre de 2125  $\mu$  environ.

Dans la partie *encerclée* (phot. 15, pl. XV), ce qui nous frappe d'abord, c'est le fléchissement très marqué de l'anneau ligneux dans la partie supérieure de la figure, et un léger fléchissement dans la partie droite.

L'épiderme n'est presque pas déchiré, et les rares déchirures semblent être plutôt une conséquence de la coupe. Ses cellules sont un peu moins allongées tangentiellelement (19  $\mu$  en moyenne). Les formations subéro-phellogermiques n'ont en général que trois assises.

Le collenchyme a ses cellules beaucoup moins allongées tangentiellement, ne dépassant pas 27  $\mu$  dans cette direction, et ne montre aucune paroi radiale jeune. Il en est de même du parenchyme cortical plus interne dont les cellules ne dépassent pas 44  $\mu$  en direction tangentielle.

L'épaisseur de l'écorce entre le liège et les fibres externes est de 197  $\mu$  en face du fléchissement, et sur les côtés varie de 189 à 216  $\mu$ ; elle est donc à peu de chose près sensiblement égale dans les différentes régions de la coupe. Mais, si nous mesurons l'épaisseur comprise entre le cercle fibreux externe et le bois, nous trouvons sur le côté "à gauche" de la figure : 216  $\mu$  et en face du fléchissement 256 à 284  $\mu$ ; on peut d'ailleurs facilement contrôler cette différence d'épaisseur sur la photographie 15 (pl. XV) et surtout dans les deux photographies 16 et 17 (pl. XV); la photographie 17 correspond à la partie gauche de la photographie 15, la photographie 16 à la partie supérieure (en face du fléchissement) de la photographie 15. De plus les cellules

sont beaucoup moins aplatis dans la région du fléchissement que sur les côtés. Il peut, au premier abord, paraître curieux que nous trouvions ici une plus grande épaisseur que dans la partie normale ; cela provient de ce que les cellules sont moins aplatis et de ce que les tissus nouvellement formés ne sont pas tous lignifiés.

Le bois a une épaisseur de  $460 \mu$  environ sur le côté gauche et de  $595 \mu$  environ à l'endroit infléchi. Ses cellules sont plus petites que dans la partie normale ce qui lui donne un aspect plus compact et les vaisseaux sont plus rares et plus allongés radialement.

Comment expliquer ce fléchissement du bois ? Il ne semble pas du tout être dû à une poussée de l'écorce, puisque l'épaisseur de cette dernière n'est pas plus grande dans la région du fléchissement que dans les autres parties, il serait plutôt dû au fonctionnement du cambium, les nouvelles formations cambiales étant beaucoup plus épaisses au niveau du fléchissement que sur les côtés ; mais un autre facteur nous semble jouer ici un rôle plus important ; du fait de la multiplication du bois, l'anneau ligneux rigide, ne pouvant augmenter sa circonférence, se trouve, par l'intercalation continue de nouvelles cellules, soumis à de très grandes forces tangentielles comme l'indique au microscope la forme radialement allongée des vaisseaux et l'aspect des cellules du bois ; et pour peu que la moelle ne soit pas très résistante, il se produirait, en un endroit de moindre résistance, un fléchissement, une invagination de cet anneau. Supposons en effet que, à l'intérieur d'un cylindre creux, nous disposions en cercle, contre sa paroi interne, des colonnettes serrées les unes contre les autres. Si alors nous essayons d'enfoncer un coin entre deux de ces colonnettes nous provoquerons les forces tangentielles dont nous parlions plus haut et il arrivera un moment où l'anneau de colonnes s'invaginera radialement (évidemment cela n'est possible que si, à l'intérieur de l'anneau des colonnettes, il n'y a pas une résistance suffisante pour empêcher ce mouvement). L'on obtient aussi le même effet si, au lieu d'enfoncer le coin entre deux colonnettes on l'avait enfoncé entre le cylindre et le cercle des colonnettes, ce qui expliquerait le fléchissement du bois par la poussée des formations cambiales ; mais, si l'on remarque que, dans la tige normale, le liber est écrasé par la poussée du bois et que, dans nos tiges encerclées, ses cellules sont aussi assez aplatis, sauf dans les régions de la coupe

en face du fléchissement, la poussée du liber ne nous paraît pas assez forte et il nous semble préférable, sans nier la poussée possible du liber, de donner la prédominance aux forces tangentialles dues à l'intercalation du nouveau bois entre les faisceaux préexistants ; d'ailleurs, le fléchissement du bois en se produisant entraînerait les tissus externes et provoquerait, de ce fait, une traction sur les cellules du liber et les jeunes cellules cambiales, ce qui expliquerait que, contrairement aux autres endroits, elles ne sont pas aplatis ici tangentiallement, mais ont plutôt une forme isodiamétrique et même plus allongée radialement.

Il nous semble donc préférable d'expliquer le fléchissement de l'anneau du bois par des forces tangentialles s'exerçant sur les cellules du bois.

Un journal trop gros que l'on fait entrer dans un tube de carton trop étroit n'y entre qu'en s'infléchissant en un point.

N'a-t-on pas essayé d'expliquer les plissements de l'écorce terrestre par des poussées tangentialles, produites soit par des phénomènes de contraction soit par une expansion des masses minérales qui, n'ayant pas la possibilité de s'étendre latéralement, se plisseraient [104, tome I, chap. XXIX]. Mais dans le cas qui nous occupe, ces plissements ne peuvent se faire vers l'extérieur, du fait de la bague, et, ou bien ne se produisent pas (cas des tiges étudiées avant celle-ci) ou bien se font vers l'intérieur, si la moelle est assez peu résistante ; c'est ce qui se produit dans cet exemplaire.

La moelle écrasée en un endroit est donc asymétrique, elle a un petit diamètre de 1 mm. 6 environ, et un grand diamètre de 2 mm.

#### e) *Tige de Cucurbita maxima* Duch.

Nous ne dirons que quelques mots de ces tiges, ayant posé les bagues en trop petit nombre et tardivement, mais nous tenons à signaler un phénomène intéressant pour notre sujet. Pour cela, nous ne décrirons qu'un exemplaire. Ce dernier est resté encerclé du 28 août au 25 septembre ; le diamètre de la partie encerclée est de 9 mm. 3 et celui de la partie normale au dessous : 12 mm. 5. On sait que les tiges herbacées annuelles de Cucurbitacées ont un anneau de tissu sclérenchymateux [194, p. 3] [228] [229, p. 66]. Or cet anneau, lorsque les tiges vieillissent, se brise : A. YASUDA [315, p. 9],

R. HOLROYD [124, pp. 39, 41], J. PITARD [227, pp. 46, 152] ; ce dernier notamment écrit (p. 46) « Par suite de la croissance radiale et tangentielle des faisceaux libéro-ligneux, encore isolés dans cette famille, la couronne fibreuse se casse au niveau des rayons médullaires et les lacunes qui tendent à se produire sont comblées par le parenchyme du péricycle interne ou par l'endoderme ». Par exemple il dit que dans une tige de *Cucurbita Pepo* de 10 mm. de diamètre il n'y a aucune fracture alors que dans une tige de 20 mm. il y en a 22 à 34. Nous avons contrôlé la présence de ces cassures et nous en donnons une photographie (phot. 19, pl. XV). On voit à droite et à gauche deux fractions de l'anneau fibreux qui ont été séparées du fait de la croissance des faisceaux libéro-ligneux plus internes ; les cellules situées en dedans de ces fibres se sont trouvées en face de la cassure étirées tangentielle et se sont divisées par des cloisons radiales. Dans les tiges plus jeunes, dont l'anneau fibreux ne s'est pas encore rompu et dans la même tige, en face des régions entières de cet anneau, les mêmes cellules ne sont pas étirées ni divisées. En somme cet anneau fibreux joue, vis-à-vis des assises cellulaires périphériques sous-jacentes, le rôle que jouent nos bagues sur les tissus périphériques des tiges encerclées, et empêche l'étirement tangentiel, dû à la croissance de tissus plus internes, des cellules extérieures à ces derniers ; il empêche également les divisions consécutives à cet étirement. Mais moins résistant que nos bagues, cet anneau sclérenchymateux (les forces de traction tangentielle augmentant) finit par se rompre, et, en face des cassures, les cellules sous-jacentes se trouvent soumises à un étirement très grand et se divisent.

Le rapport de la dimension tangentielle à la dimension radiale de ces cellules atteint facilement  $\frac{384}{96}$  (1) ou  $\frac{664}{151}$  c'est-à-dire 4 ou 4,3, alors que dans la même coupe, il varie en face des régions non rompues de  $\frac{96}{96}$  à  $\frac{260}{123}$  c'est-à-dire de 1 à 2,1.

(A suivre.)

(1) Toutes les dimensions des cellules, qui ont servi à établir ce rapport et les suivants, ont été exprimées en  $\mu$ .

# ÉTUDE PHYTO-SOCIOLOGIQUE DU DÉVOLUY

par M. C. GABRIEL

(suite)

---

## CHAPITRE III

### LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES DU DÉVOLUY

---

*Muscinées.* — La répartition des Muscinées est très irrégulière dans le Dévoluy, le parcours le long des lits de rivières ne nous a jamais permis d'y rencontrer des espèces strictement aquatiques en dehors des sources des Gillardes et du ruisseau qui en sort (d'ailleurs en dehors des limites de notre dition). Dans les pelouses xérophiles que nous avons cependant arpентées en tous sens, nous n'avons jamais trouvé que de rares touffes de diverses Mousses, les unes installées sur les cailloux ou la terre durcie y retrouvaient les caractères écologiques des rochers ensoleillés où vit le socion à *Grimmia*, d'autres étaient le reliquat survivant d'anciennes forêts détruites par l'homme, tels *Thyidium abietinum*, *Homalothecium Philippeanum*, *Brachythecium velutinum*, *Homalothecium sericeum*, etc., seuls *Camptothecium lutescens* et *Tortula ruralis* se sont montrés avec les caractères de fréquence, de constance et de densité qui nous autorisent à parler d'un Socion à *Camptothecium lutescens*.

Rochers à *Grimmia* et friches et pelouses à *Camptothecium lutescens* sont souvent tellement intriqués que les deux socions mêlent leurs éléments en un consocion, les mousses de la pelouse envahissant les bas rochers et les *Grimmia* descendant sur les cailloux de la pelouse.

Nous donnons ci-dessous les synecies de ces deux socions avec une indication chiffrée de leur constance.

Socion à Grimmia :	<i>Aloina aloides</i> B. E.	1	<i>Tortula ruralis.</i>	5
<i>Grimmia pulvinata</i> Sm.	<i>Encalypta vulgaris</i>		<i>Tortella tortuosa.</i>	2
<i>G. orbicularis</i> B. E.	<i>Hedw.</i>	1	<i>Hypnum molluscum.</i>	3
<i>G. crinita</i> Brid.	+		<i>Homalothecium sericeum.</i>	
<i>G. apocarpa</i> Hedw.	+		<i>Grimmia apocarpa.</i>	2
<i>Barbula membranifolia</i> H.	<i>Camptothecium lutescens</i>	5		
	<i>Camptothecium lutescens</i>			

Lorsque soit les rochers, soit la pelouse sont envahis par la végétation frutescente, *Homalothecium sericeum* et *Tortula ruralis* dominent alors et le socion suivant s'installe caractérisé par ces deux Mousses.

Socion à Homalothecium sericeum et Tortula ruralis :	<i>Brachythecium velutinum.</i>	4	<i>Petrigynandrum filiforme.</i>	2
	<i>Brachythecium salebrosum.</i>	3	<i>Grimmia apocarpa.</i>	2
	<i>Camptothecium lutescens.</i>	3	<i>Orthotrichum obtusifolium.</i>	2
<i>Homalothecium sericeum.</i>	<i>Hypnum ornithopodioides.</i>	2	<i>O. anomalum.</i>	1
<i>Tortula ruralis.</i>			<i>Barbula subulata.</i>	1
<i>Leucodon sciuroides.</i>			<i>Bryum pendulatum.</i>	1
			<i>Radula complanata.</i>	1

Enfin, si le couvert devient plus épais, par exemple dans la Chênaie ou la Hêtraie, on voit alors apparaître le socion nouveau à *Homalothecium Philippeanum* et *Hyloconium splendens* qui en général forme avec le précédent une consociation dont nous donnons ci-dessous la composition :

<i>Homalothecium Philippeanum.</i>	<i>Leskeella nervosa.</i>	1	<i>O. affine.</i>	+
<i>Dicranum scoparium.</i>	<i>Leucodon sciuroides.</i>	1	<i>O. anomalum.</i>	+
<i>Hyloconium splendens.</i>	<i>Ctenidium molluscum.</i>	1	<i>O. Sturmii.</i>	+
<i>Abietella abietina.</i>	<i>Thyridium Auditberi.</i>	1	<i>Grimmia apocarpa.</i>	+
<i>Hyphum cypriiforme.</i>	<i>Brachythecium rutabulum.</i>	+	<i>Mnium cuspidatum.</i>	+
<i>Hyphum purum.</i>	<i>Pleurozium Schreberi.</i>	+	<i>Mnium spinosum.</i>	+
<i>Tortula ruralis.</i>	<i>Amblystegium serpens.</i>	+	<i>Bryum capillare.</i>	+
<i>Hyloconium proliferum.</i>	<i>Climacium dendroides.</i>	+	<i>B. pallens.</i>	+
<i>Hyloconium loerum.</i>	<i>Cratoneurus falcatum.</i>	+	<i>Madotheca platyphylla.</i>	+
<i>Rhytidadelphus triquetrus.</i>	<i>Orthotrichum leiocarpum.</i>	+	<i>Lophozia barbata.</i>	+
<i>Leptotrichum flexicaule.</i>	<i>pum.</i>	+	<i>Radula complanata.</i>	+
	<i>O. pallens.</i>	+		

Ce n'est que sous le couvert de très vieilles Hêtraies et de possières que nous avons rencontré le socion *Hyloconium proliferum*, réduit aux cinq espèces suivantes :

<i>Hyloconium proliferum</i>	5	Soit l'un, soit l'autre (semblent mutuellement s'exclure).
<i>Hyloconium splendens</i>	5	
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	5	
<i>Hyphum cypriiforme</i>	2	
<i>Dicranum scoparium</i>	2	

Ce socion se montre toujours en Dévoluy sur un humus neutre très peu acide Ph : 7 ou 6, 8 et a parfois pour commensale *Plagiochila asplenoides*.

C'est encore sur humus d'un Ph voisin de 6,8 que pousse, dans les pelouses à *Nardus stricta* et à *Festuca violacea*, le *Polytrichum juniperinum* en colonies assez nombreuses mais distantes de toute autre Mousse ; cet éloignement des individus nous a empêché de reconnaître, parmi les coussinets de *Silene acaulis* et de *Salix herbacea* et *refusa* des sommets, des groupements de Muscinées et nous nous sommes contenté de donner, avec chaque groupement herbacé, le relevé des Mousses que nous y avons trouvées.

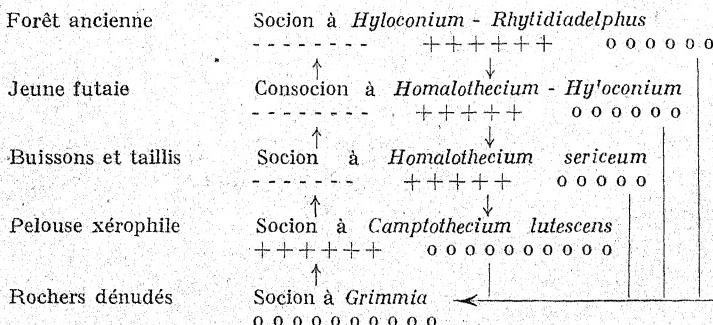
Plus grande est la spécialisation des Muscinées des sources qui forment sur les marges de celles-ci et des ruisseaux qui en sortent, d'épais coussinets de tuf. Deux socions se montrent constants dans le Dévoluy : ce sont le *Cratoneurum glaucum* socion et le *Bryum Schleicheri* socion, le premier hante surtout les sources de la région basse et les prairies très humides, telles les sources : de Chenerette, du barrage 2, de la Cluse et les prairies dès Sauvas, de Gaspardon et de Saint-Disdier. Le second est plus fréquent au bord des sources élevées, le Ph. voisin de 7,3 pour chacune de ces sources ne nous paraît pas influer sur cette répartition, l'observation montre que le *Cratoneurum* se trouve surtout dans les eaux chargées en calcaire des sources à débit constant dont le parcours souterrain a été long, le *Bryum Schleicheri* affectionne les sources dont les eaux provenant de la fonte des neiges n'ont parcouru qu'un court trajet parmi les rochers et n'ont dissout que peu de bicarbonate calcique. Ces socions se trouvent très souvent groupés en consocion.

Socion à Cratoneurus.	<i>Bryum Schleicheri.</i>	+	<i>B. pellens.</i>	3
<i>Cratoneurus glaucum.</i>	<i>Preissia commutata.</i>	+	<i>Webbera albicans.</i>	2
<i>Platyphyllum rus-</i> <i>ciforme.</i>	<i>Phytonotis calcarea.</i>	+	<i>Cratoneurus falcatum.</i>	2
<i>Cratoneurus irrigatum.</i>	Socion à <i>Bryum Schlei-</i>		<i>Eucladium verticillatum</i>	2
<i>Pellia Fabroniana.</i>	<i>cheri.</i>		<i>Phytonotis fontana.</i>	+
<i>Bryum pallens.</i>	<i>Bruun Schleicheri.</i>	5	<i>Marchantia polymor-</i>	
			<i>pha.</i>	+

Cette consociation de mousses calcicoles se retrouve sur le bord des tourbières alcalines à Hypnacées, nous devons cependant signaler dans la grande Sagne d'Agnières qui est la plus profonde et la plus étendue de ces tourbières la présence d'un socion nouveau qui à l'état de pureté dans la partie immergée se trouve en consociation avec *Cratoneurum* et *Bryum* dans les parties bombées, c'est le socion à *Drepanocladus lycopodioides* suivant :

<i>Drepanocladus lycopodioides.</i>	5
<i>D. vernicosus.</i>	4
<i>Mnium undulatum.</i>	2
<i>Aulacomnium undulatum.</i>	1
<i>Mnium Seligeri.</i>	+

Si nous mettons à part les socions hygrophiles nous pouvons constater chez les autres groupements de Muscinées, une succession très nette régie par les variations de l'éclairement d'une part, de l'humidité et de la richesse de la station en humus d'autre part, cette succession à partir du socion à *Grimmies* aboutit au socion à *Rhytidadelphus triquetrus* selon le schéma ci-dessous où ----- indique la présence d'un couvert végétal, ++++++ l'éclaircissement de ce couvert et 0000000 sa disparition complète.



#### GROUPEMENTS VÉGÉTAUX DES LITS DE TORRENTS ET CONES DE DÉJECTIONS

Les torrents qui parcourent le Dévoluy présentent en général un lit très inégal formé de cailloux plus ou moins roulés recouverts par l'eau en hiver, au printemps, et en automne, mais, dès le mois de juin et durant toute la période qui s'étend jusqu'en octobre, le ruisseau ne remplit plus que les méandres de canaux sinuieux creusés dans son lit et qui limitent des îlots émergés, le sol de ces îlots est formé de cailloux agglomérés par un limon calcaire.

Vers le centre du lit, ces cailloux ne présentent qu'une végétation éparsse constituée par les mêmes pionniers que l'on rencontre sur les bords des torrents, puis vers les berges vient une bande de végétation plus dense qui, à un mètre du bord, se transforme en une lande-lavanderaie, à moins que des arbustes n'envahissent la

station. On reconnaît alors une Saussaie (ou Saulaie), la lande elle-même est envahie par les Genévriers qui peuvent créer une formation étendue comme on le voit le long du Buech vers son confluent avec le Labéoux ou entre Rif et Sigouste dans la plaine de Montmaur; un semblable groupement s'observe encore en plusieurs endroits dans le lit de Labéoux.

La Juniperai à son tour est envahie par le Pin silvestre et forme une véritable Pineraie (Pinée dans le langage local), de rivière, cette succession de flores est attestée par l'âge des plantes, les Pins jeunes encore se montrant mêlés aux vieux Genévriers alors que sur les bords de la lande se montrent seulement les plus jeunes de ces arbustes.

Ainsi les lits de rivières nous offrent à étudier comme groupements herbacés d'abord une formation ouverte de pionniers, puis une lande plus ou moins herbeuse; comme formations arbustives : une Saussaie, une Juniperai, une Pineraie, notons cependant que surtout le long de la Souloise et de la Ribière, l'Aulne se mêle souvent en telle abondance aux Saules que la Saussaie passe alors à une véritable Aulnaie, mais jamais dans le Dévoluy, les formations de Saules ou d'Aulnes ne dépassent l'importance de zones circulaires autour des flots ou de bandes de végétation le long des torrents.

*Groupements de Pionniers.* — Dans les cailloux, nous trouvons en formation largement ouverte le groupement d'espèces dont la liste suit, cette liste est due à la totalisation des relevés de quinze stations observées le long de la Sigouste, de la Souloise, de la Ribière et du Buech.

Dans cette liste comme dans toutes celles que nous donnerons par la suite, la première colonne correspond à la forme biologique d'après la nomenclature de RAÜNKIERT, la seconde donne les noms spécifiques, la troisième le degré de constance (1).

Constantes +	H	<i>Scrophularia</i>	T	<i>Medicago lupulina</i> .
Caractéristiques	Hoppei.	3	H	<i>Bupleurum falca-</i>
Ptychosis hetero-				<i>tum.</i>
phylla.	5	<i>Galium corrudae-</i>	Ch	<i>Teucrium monta-</i>
Galium aparine.	5	<i>folium.</i>		<i>num.</i>
Pteris hieracoides.	5	<i>Hieracium statice-</i>	3	<i>Asperula cynan-</i>
		<i>jolium.</i>		<i>chica.</i>
Constantes.	T	<i>Reseda lutea.</i>	3	T2 <i>Verbasum thasp-</i>
Iberis auroscica.	3	G <i>Epilobium Can-</i>		<i>sus.</i>
		<i>dolei.</i>		

(1) A la nomenclature de Raunkiert nous ajoutons « g » qui indique les graminées de M. H. DEL VILLAR.

T	<i>Euphorbia exigua</i>	3	T	<i>Teucrium botrys.</i>	1	Hg	<i>Festuca duriuscula.</i>	+
N	<i>Myricaria germanica.</i>	3	T2	<i>Erysimum Helveticum.</i>	1	T	<i>Euphrasia Salisburgensis.</i>	+
Hg	<i>Agrostis alba.</i>	3	H	<i>Ononis campestris.</i>	1	Hg	<i>Dèschanpsia flexuosa.</i>	
T	<i>Linaria simplex.</i>	3	Ch	<i>Ononis rotundifolia</i>	1	Hg	<i>Carex glauca.</i>	+
Hg	<i>Arrhenatherum elatius.</i>	3	H	<i>Anthyllis vulneraria.</i>	1	Ch	<i>Lavandula vera.</i>	+
H	<i>Gypsophila repens.</i>	2	G	<i>Mentha silvestris.</i>	1	H	<i>Poterium dactylo-carpum.</i>	+
	Accessoires					H	<i>Aquilegia vulgaris.</i>	+
T	<i>Dracocephalum Ruytschianum.</i>	2		Accidentelles.		Ch	<i>Potentilla verna.</i>	+
Hg	<i>Poa alpina.</i>	1	N	<i>Hippophaë rhamnoides.</i>	1	H	<i>Teucrium chamaedrys.</i>	+
G	<i>Campanula rotundifolia.</i>	1	G	<i>Tussilago farfara.</i>	1	Hg	<i>Carex Halleriana.</i>	+
H	<i>Viola arenaria.</i>	1	G	<i>Campanula pusilla.</i>	1	A	<i>Pinus sylvestris.</i>	+
H	<i>Galium pusillum.</i>	1	T	<i>Erythrea centaurium.</i>	+	Ch	<i>Plantago serpentina.</i>	+
H	<i>Calamintha ascendens.</i>	1	H	<i>Ligusticum Jerulaeum.</i>	+	T	<i>Avena fatua.</i>	+
H	<i>Calamintha acinos.</i>	1	H	<i>Hieracium florentinum.</i>	+	T	<i>Linum catharticum.</i>	+
T2	<i>Echium vulgare.</i>	1	Ch	<i>Thymus Serpyllum.</i>	+	Tg	<i>Briza media.</i>	+
T2	<i>Biscutella levigada.</i>	1						

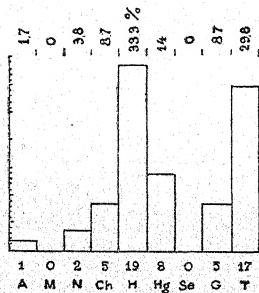
Dans cette formation les végétaux se montrent isolés sur un sol de limon déposé parmi l'amoncellement de cailloux roulés. Les rares Chamœphytes qui s'y rencontrent se trouvent dans des parties du lit abritées de l'action érosive par quelques blocs plus volumineux. Durant l'automne, l'hiver et le premier printemps, ils sont submergés par les eaux du torrent; durant l'été, le limon desséché les abandonne à l'action du soleil torride du fond de la vallée et elles retrouvent ainsi les conditions climatiques des pierriers montagnards, tandis que le limon retenu dans les interstices des cailloutis leur donne à son tour un milieu édaphique semblable à celui des mêmes éboulis, ce limon est riche en sable calcaire grossier, pauvre en argile et d'un Ph oscillant entre 7, 8 et 8, 2.

Il est aisé de constater que les espèces constituant cette formation des lits de torrents présentent la même constitution floristique que celle qui peuple les pierriers de basse altitude et les bas éboulis qui présentent, nous venons de l'indiquer, les conditions de milieu les plus voisines; notons cependant, dans les torrents, la présence de plantes rudérales telles que : *Picris hieracioides*, *Reseda lutea*, *Euphorbia exigua*, *Verbascum thapsus*, *Echium vulgare*, *Avena fatua*, et d'espèces propres à la Saussaie : *Epilobium Candolei*, *Mentha silvestris*, tandis que *Deschampsia flexuosa*, *Agrostis alba* et *Briza media* descendues des herbages de forêts forment des touffes disséminées qui par de rares places arrivent à dominer dans certains amas de limon allongés dans le sens d'un courant abandonné par les eaux.

Donnerons-nous vraiment le nom de pionniers à ces végétaux?

Le pionnier constitue le premier stade d'une série de groupements sur une aire dénudée que conquiert la végétation, la réaction du pionnier est isolée, il n'y a pas compétition vu l'éloignement de leurs pieds, entre pionniers, dans une série au début, si nous nous en rapportons à CLEMENTS [45] ; or dans le lit du torrent nous trouvons en effet ces caractères mais à la saison où le torrent emplit son lit, il roule des cailloux et modifie la nature du sol, empêche l'accumulation d'humus et enrave le phénomène d'agrégation.

Nous devons donc considérer comme stable le groupement végétal des bords de torrents, puisque tant que dureront les phénomènes géographiques qui en sont la cause, ni sa constitution florale



ni sa physionomie ne varieront, c'est donc là une de ces (*Phytocoenoses*) associations stables dont parle du RIETZ (1) [155, p. 305], et bien que cet auteur constate que sa division des groupements en stables et labiles ne coïncide pas avec celle de CLEMENTS en *Climax* et *Seral units*, nous ne pouvons reconnaître, dans ce groupement, ni une sociation ni une association, car aucun lien floristique ne relie ses membres avec quelque constance, par contre il existe un lien physionomique évident entre tous ses éléments et d'accord en cela avec le congrès de Bruxelles, nous lui donnons le nom de « formation ». C'est donc la formation végétale des lits de torrents que nous venons d'étudier, dont nous avons donné la composition systématique et dont nous donnons ci-dessous le spectre biologique.

(1) Du RIETZ (Veget. Forsch. aus Soziat. Analyt. Grundlage, page 305) écrit : « au contraire on peut considérer comme stables les phytocoenoses d'un terrain constamment mobile, par exemple les haldes de graviers alpines » et l'auteur ajoute « les phytocoenoses stables sont précisément stables seulement dans leurs rapports avec leur station propre, si celle-ci se modifie au delà d'une certaine limite, alors l'autre membre du système d'équilibre doit aussi se modifier ».

Nous remarquons, dans ce spectre, l'absence de Muscinées et d'Algues pluricellulaires, un seul Mesophanérophyte (il s'agit d'un jeune Pin silvestre haut d'un mètre cinquante) et de deux Nano-phytes, le groupement est surtout constitué par des Chamephytes parmi lesquels les Graminoïdes (voir H. del VILLAR) forment plus du 36 % du nombre total des Hemicryptophytes et le 12 % du nombre total des espèces.

Ce qui frappe surtout dans ce groupement c'est le nombre total des espèces annuelles (Therophytes) nombre plus élevé que dans aucune autre association du Dévoluy.

La formation des lits de torrents est souvent envahie par les Saules et constitue alors un groupement à plusieurs strates que nous étudierons plus loin sous le nom de Saussaie, ou bien encore elle cesse d'être ravagée par le torrent et se transforme soit en une pâture à *Bromus erectus* soit en une pelouse à *Festuca duriuscula*.

### BAUQUES A BROMUS ERECTUS

Derrière la zone de Saules qui borde les torrents se montre une formation qui, avec une constitution qualitative assez constante s'élève sur le flanc des montagnes jusqu'à 1.500 mètres par endroits. Cette formation dès la fin de juin sur les basses plaines et au début d'août sur les plateaux de montagne, prend un aspect calciné par le soleil, les feuilles enroulées du Brome laissent voir les Chamephytes déjà desséchés, et les chaumes jaunis forment au-dessus de cette pelouse spéciale un feutrage lâche. L'aspect estival de la formation se conserve durant tout l'automne et l'hiver, à moins qu'une chute de neige ne vienne tasser tous ces chaumes desséchés et favoriser leur décomposition, on les distingue encore au printemps à travers les pousses nouvelles, nous pourrions désigner une telle formation sous le nom de pelouse xérophile, cependant le vocable « pelouse » éveille en l'esprit l'idée d'une formation serrée d'herbes peu élevées, riches en Graminées toujours vertes, il n'en est rien ici, la physiognomie de pelouse ne se manifeste qu'au printemps puis est remplacée par celle d'une steppe desséchée, nous ne parlerons pas non plus de « pâtures » car si certaines de ces formations sont en effet pâturables, d'autres plus riches en *Brachypodium pinnatum* ne le sont plus ; il ne s'agit non plus de prairies car la prairie est fauchable et pâtriable ; or, lorsque l'on fauche certaines des formations que nous étudions ici, ce n'est pas du foin que l'on obtient mais tout au plus

une litière courte et de peu de valeur. Dans le midi Provençal, ces étendues d'herbages secs ne donnant qu'une très mauvaise pâture et ne produisant que de la litière et non du foin reçoit le nom de « Baouco », nom collectif des *Brachypodium ramosum* et *pinnatum* qui y dominent souvent, et qui est étendu à toute la formation, ce nom peut en prononciation française donner « Bauque » que nous adopterons pour distinguer cette formation purement méridionale et nous dirons « les bauques à Fetuques, à Bromes, à Brachypodes ».

Nous nous occuperons tout d'abord des Bauques à *Bromus erectus*, dont les relevés statistiques nous ont donné le tableau de constance suivant, qui totalise 25 stations soit : 1<sup>o</sup> les Cuculières, borne C altitude 1.705 mètres ; 2<sup>o</sup> le Tournet face ouest du sommet ; 3<sup>o</sup> Lande derrière la Maison Lesbros à Montmaur Gare ; 4<sup>o</sup> Pré Fontaine, altitude 1.340 mètres nord-ouest ; 5<sup>o</sup> Col du milieu des Cuculières face sud ; 6<sup>o</sup> Pic des Serigons face est ; 7<sup>o</sup> Col des Serigons, prairie ; 8<sup>o</sup> Rabioux, prairie ; 9<sup>o</sup> Anciens sainfoins au Festre ; 10<sup>o</sup> Mont Chauve pentes sud-ouest ; 11<sup>o</sup> Col de Matacharre vers la baraque ; 12<sup>o</sup> Col des Cuculières 1.675 mètres ; 13<sup>o</sup> Les Rimas sous les Pins à crochet 1.820 m. ; 14<sup>o</sup> Mère église de Saint-Disdier en Dévoluy ; 15<sup>o</sup> Sous les Mélèzes supérieurs de Chargier ; 16<sup>o</sup> Pic de Matacharre est-sud-est 1.675 m. ; 17<sup>o</sup> Sous-bois de Malmort 1.230 mètres ; 18<sup>o</sup> Prairie des sources aux Sauvas ; 19<sup>o</sup> Pré de l'Haupt aux Rimas 1.730 mètres ; 20<sup>o</sup> Prairie de Gaspardon ; 21<sup>o</sup> Saint-Etienne en Dévoluy 1.360 mètres ; 22<sup>o</sup> Plateau d'Aurouze 1.450 mètres ; 23<sup>o</sup> Sud des étroits à Saint-Etienne en Dévoluy ; 24<sup>o</sup> Prairie de la Chapelle des Sauvas ; 25<sup>o</sup> Anciens sainfoins entre le Festre et le Forest (1).

Bryophytes et Lichens			<i>Bryum pallens.</i>	2	Phanérogames Constantes	
Br	<i>Campiothecium lutescens.</i>	5	<i>Weisia viridula.</i>	1	Hg <i>Bromus erectus.</i> 5	
	<i>Tortula ruralis.</i>	5	<i>Mnium undulatum</i>	1	Hg <i>Festuca duriuscula.</i> 4	
	<i>Homalothecium sericeum.</i>	3	<i>Hylaeonium prolixferum.</i>	1	Ch <i>Thymus Serpyllum.</i> 4	
	<i>Hypnum cupressiforme.</i>	3	<i>Hylaeonium squarrosum.</i>	1	H <i>Lotus corniculatus.</i> 4	
	<i>Ctenidium molluscum.</i>	2	<i>Homalothecium peltigerum.</i>	1	Accessoires principales	
	<i>Bryum pendulum.</i>	2	<i>Cetraria Islandica.</i>	3	H <i>Hieracium pilosella.</i> 3	
	<i>Tortella tortuosa.</i>	2	<i>Cladonia rangiferina.</i>	2	Hg <i>Koelleria Valestacea.</i> 3	
	<i>Phascum acutum.</i>	2	<i>Cladonia endivifolia.</i>	1	Ch <i>Hippocratea co-mosa.</i> 3	
					Hg <i>Poa pratensis.</i> 3	

(1) Nous donnerons les stations auxquelles correspondent nos relevés afin que ceux de nos lecteurs qui parcourront le Dévoluy puissent avoir une idée de ce qu'était la végétation des diverses stations entre 1927 et 1934 ; mais nous ne donnerons pas la suite fastidieuse des relevés, pour des raisons d'ordre typographique et budgétaire.

H	<i>Achillea millefolium.</i>	3	H	<i>Trifolium repens.</i>	2	H	<i>Scabiosa columbaria.</i>
H	<i>Cerastium Villarsii</i>	3	Ch	<i>Teucrium Chamœdrys.</i>	2	H	<i>Echinops sphaerocephalus.</i>
H	<i>Plantago media.</i>	3	G	<i>Trinia glauca.</i>	2	Hg	<i>Carex praecox.</i>
H	<i>Asperula cinan-chica.</i>	3	G	<i>Carlina acaulis.</i>	2	H	<i>Echinops Ritro.</i>
Ch	<i>Helianthemum Œlandicum.</i>	3	H	<i>Onobrychis sativa.</i>	1	H	<i>Brunella grandiflora.</i>
H	<i>Galium corrudæfolium.</i>	3	H	<i>Vicia tenuifolia.</i>	1	H	<i>Hieracium auricula.</i>
T	<i>Medicago lupulina.</i>	3	Hg	<i>Agrostis alba.</i>	1	G	<i>Phyteuma orbiculare.</i>
G	<i>Cirsium acaule.</i>	3	G	<i>Lathyrus pratensis.</i>		H	<i>Taraxacum officinale.</i>
Accessoires			H	<i>Leontodon crispum.</i>		H	<i>Onobrychis montana.</i>
H	<i>Trifolium montanum.</i>	2	Se	<i>Sempervivum tectorum.</i>		H	<i>Euphorbia Cyparissias.</i>
Hg	<i>Dactylis glomerata.</i>	2	H	<i>Centaurea Scabiosa.</i>		Se	<i>Sedum acre.</i>
H	<i>Leucanthemum vulgare.</i>	2	G	<i>Colchicum autumnale.</i>		M	<i>Juniperus communis.</i>
T	<i>Rhynanthus major.</i>	2	H	<i>Potentilla dyefiocarpum</i>		H	<i>Catananche caerulea.</i>
H	<i>Medicago falcata.</i>	2	H	<i>Gentiana lutea.</i>		H	<i>Trifolium rubens.</i>
H	<i>Knautia arvensis.</i>	2	Hg	<i>Anthoxanthum odoratum.</i>		H	<i>Gentiana angustifolia.</i>
Ch	<i>Globularia cordifolia.</i>	2	G	<i>Eryngium spina-alba.</i>		T	<i>Calamintha acinos.</i>
H	<i>Salvia pratensis</i>	2	H	<i>Coronilla varia.</i>		H	<i>Antennaria dioica.</i>
Hg	<i>Festuca heterophylla.</i>	2	Ch	<i>Alsinia verna cespitosa.</i>		H	<i>Vincetoxicum officinale.</i>
Ch	<i>Potentilla verna.</i>	2	N	<i>Genista cinerea.</i>		H	<i>Polygala vulgaris.</i>
Se	<i>Sedum anopetalum.</i>	2	H	<i>Trifolium alpinum.</i>		Ch	<i>Satureja montana.</i>
H	<i>Ononis campestris.</i>	2	Se	<i>Sempervivum arachnoideum.</i>		H	<i>Ranunculus bulbosus.</i>
Ch	<i>Lavandula vera.</i>	2	G	<i>Carlina acanthifolia.</i>		G	<i>Tragopogon pratense.</i>
G	<i>Galium aparine.</i>	2	G	<i>Galium boreale.</i>		H	<i>Onosma echioïdes.</i>
G	<i>Galium silvestre.</i>	2	H	<i>Gentiana verna.</i>		G	<i>Allium fallax.</i>
Hg	<i>Arrhenatherum elatius.</i>	2	H	<i>Hieracium Pelleterianum.</i>		G	<i>Hypochoeris maculata.</i>
			H	<i>Polygona calcarea.</i>		Ch	<i>Sideritis hyssopifolia.</i>
			H	<i>Hieracium Trachselianum.</i>		H	<i>Alpinea tenuifolia.</i>
			H	<i>Linosyris vulgaris.</i>		Ch	<i>Globularia vulgaris.</i>
			H	<i>Veronica prostrata.</i>		H	<i>Plantago serpentina.</i>
			N	<i>Cytisus sessilifolius.</i>		T2	<i>Arabis hirsuta.</i>
						T	<i>Euphrasia Salisbur-gensis.</i>

Accidentelles, se présentant avec une constance de moins de 4 % dans nos relevés.

H	<i>Brunella alba.</i>		H	<i>Lactuca perennis.</i>		H	<i>Pimpinella magna.</i>
G	<i>Equisetum arvense.</i>		H	<i>Senecio erucifolias.</i>		H	<i>Peucedanum Cervaria.</i>
H	<i>Ranunculus repens.</i>		Hg	<i>Cychorium Intybus.</i>		H	<i>Contium maculatum.</i>
T	<i>Draba verna.</i>		Hg	<i>Carex semiprevirens.</i>		H	<i>Contium maculatum.</i>
H	<i>Dianthus Monspessulanus.</i>		Hg	<i>Anthoxanthum odoratum.</i>		H	<i>Plantago major.</i>
Gh	<i>Saponaria ocymoides.</i>		Hg	<i>Sesleria carulea.</i>		Ch	<i>Astragalus semprevi-</i>
H	<i>Viola arvensis.</i>		Hg	<i>Poa pratensis var. angustifolia.</i>		rens.	
H	<i>Viola calcarata.</i>		G	<i>Orchis pyramidalis.</i>		H	<i>Trifolium medium</i>
H	<i>Polygala alpestris.</i>		H	<i>Erigeron acris.</i>		H	<i>Tetragonalobolus siliquo-</i>
G	<i>Euphorbia dulcis.</i>		A	<i>Acer pseudoplatanus.</i>		sus.	
H	<i>Ceratine minor.</i>		Ch	<i>Funaria viscosa.</i>		H	<i>Aster alpinus.</i>
H	<i>Digitalis lutea.</i>		G	<i>Rumex scutatus.</i>		H	<i>Hieracium oblongum.</i>
Ch	<i>Thymus ovalis.</i>		H	<i>Trollius europaeus.</i>		H	<i>Hieracium statice folium.</i>
H	<i>Veronica teucrium.</i>		H	<i>Ranunculus accessivus.</i>		H	<i>Crepis blataroides.</i>
H	<i>Campanula persicifolia.</i>		H	<i>Thlaspi brachypetalum.</i>		H	<i>Taraxacum erythros-</i>
H	<i>Primula veris.</i>		H	<i>Dianthus subacaulis.</i>		permum.	
Se	<i>Sedum album.</i>		Ch	<i>Helianthemum serpyllo-</i>		T	<i>Crepis pulchra.</i>
N	<i>Amelanchier vulgaris.</i>		H	<i>Viola arenaria.</i>		Ch	<i>Artemisia camphorata.</i>
M	<i>Crataegus oxyacantha.</i>		T	<i>Geranium pusillum.</i>		H	<i>Achillea odorata.</i>
Hg	<i>Phleum bulbosum.</i>		T	<i>Geranium dissectum.</i>		Hg	<i>Carex panicea.</i>
H	<i>Bupleurum juncinum.</i>		G	<i>Convolvulus arvensis.</i>		Hg	<i>Poa alpina.</i>
H	<i>Alechimilla Hóppeana.</i>		T	<i>Veronica arvensis.</i>		Hg	<i>Lasioglossis Calamagrostis.</i>
H	<i>B unium bulbocastanum.</i>		H	<i>Digitalis grandiflora.</i>		G	<i>Orchis sambucina.</i>
H	<i>Cnidium apioides.</i>		T	<i>Teucrium botrys.</i>		G	<i>Epipactis latifolia.</i>
Ch	<i>Genista pilosa.</i>		H	<i>Campanula rotundi-</i>		G	<i>Asphodelus albus.</i>
H	<i>Trifolium ochroleucum.</i>		folia.			M	<i>Acer campestre.</i>
H	<i>Medicago sativa.</i>		H	<i>Campanula rhombo-</i>		H	<i>Alpinea rostrata.</i>
T	<i>Xeranthemum cylindricum.</i>		dalis.			H	<i>Rumex thyrsoides.</i>
H	<i>Hieracium prenan-</i>		N	<i>Arctostaphylos Uva-Ursi.</i>		H	<i>Ranunculus nemorosus.</i>
thoides.			N	<i>Agrimonia eupatorium.</i>		Ch	<i>Helleborus foetidus.</i>
H	<i>Hieracium præaltum.</i>		N	<i>Rosa glauca.</i>		T	<i>Alyssum calycinum.</i>
H	<i>Centaura jacea.</i>		H	<i>Prunus spinosa.</i>		H	<i>Silene inflata.</i>
H	<i>Leontodon proteiforme.</i>		H	<i>Saxifraga granulata.</i>		Ch	<i>Helianthemum ovalifolium.</i>

H	<i>Geranium sylvaticum.</i>	N	<i>Cotoneaster vulgaris.</i>	G	<i>Tragopogon porrifolius.</i>
T	<i>Linum catharticum.</i>	T	<i>Polygonum heterophyllum.</i>	Ch	<i>Artemisia campestris.</i>
H	<i>Myosotis alpestris.</i>	H	<i>Plantago lanceolata.</i>	T	<i>Micropus erectus.</i>
H	<i>Veronica spicata.</i>	H	<i>Melilotus officinalis.</i>	Hg	<i>Carex pilulifera.</i>
H	<i>Ajuga reptans.</i>	T	<i>Trigonella Monspeliaca.</i>	Hg	<i>Avena montana.</i>
H	<i>Silachys recta.</i>	H	<i>Vicia onobrychoides.</i>	Hg	<i>Festuca rubra.</i>
H	<i>Campanula Trachelium</i>	Ch	<i>Artemisia chamomelifolia.</i>	G	<i>Orchis maculata.</i>
H	<i>Genista campestris.</i>	H	<i>Hieracium tomentosum</i>	G	<i>Orchis mascula.</i>
H	<i>Galium tenuie.</i>	H	<i>Leucanthemum corymbosum.</i>	G	<i>Ornithogalum umbellatum.</i>
H	<i>Potentilla repens.</i>	G	<i>Cirsium arvense.</i>	M	<i>Corylus Avellana.</i>
M	<i>Sorbus Aria.</i>	T2	<i>Cirsium eriophorum.</i>	G	<i>Pedicularis gyroflexa.</i>
H	<i>Leontodon proteiforme.</i>				
N	<i>Viburnum lantana.</i>				
H	<i>Ligusticum ferulaceum</i>				

Si nous comparons la liste ci-dessus avec celle publiée par M. B. BLANQUET dans sa thèse nous constatons, dans l'ensemble, une grande analogie provenant d'un grand nombre d'espèces communes aux deux listes et dont le degré de fidélité sociale n'est pas modifié par l'apport de notre relevé. Cependant, si nous regardons de plus près, nous remarquerons que parmi les neuf espèces considérées par B. BLANQUET comme caractéristiques de son *Xerobrometum erecti* de l'Aigoual, trois manquent au Dévoluy, bien qu'il ne faille tenir qu'un compte relatif d'une observation négative, il est à remarquer que nos observations portent sur sept années et que si ces plantes existaient vraiment avec quelque abondance dans le territoire du Dévoluy, il ne faudrait attribuer à ces « Caractéristiques » qu'un degré bien bas de fréquence et une constance bien minime, ce sont : *Kaeleria cristata* subspec. *gracilis*, *Medicago minima* et *Lactuca perennis*.

*Globularia vulgaris* qui, pour l'Aigoual, appartient à la même classe ne présente au Dévoluy que le plus bas degré de constance car elle ne se montre que dans la vallée de Montmaur et en très petite quantité à l'état sporadique.

Remarquons encore que, parmi les constantes, *Eryngium campestre* n'a qu'un indice très bas, pour une raison de même ordre que l'espèce précédente : c'est que, dans le Dévoluy, il est remplacé par une endémique montagnarde : *E. spina-alba*.

L'association de *B. erectus* du Dévoluy, n'est donc pas en tout semblable à celle de l'Aigoual, pas plus que cette dernière n'est semblable à celle des Grisons citée par B. BLANQUET, et pas plus encore qu'elle n'est en tout semblable avec celle des basses montagnes de la moyenne Provence, telles que le Luberon ou la montagne de Lure : elle est au contraire tout à fait comparable à celle qu'a signalée M. LIOU CHEN NGO dans le Plateau Central.

Dans le Luberon et sur les Alpilles, nous avons vu souvent à travers la bauque à *B. erectus* de larges sociétés où dominait *Thymus vulgaris* accompagné d'*Argyrolobium Linneanum* et d'*Aphyllanthes monspeliensis*, alors que les plantes de l'association de *B. erectus* se montraient avec un degré d'abondance et de densité inférieur à celui qu'elles présentaient dans la bauque voisine; nous avons constaté de telles petites sociétés dans toute la Provence calcaire au-dessous de l'altitude de 1.000 mètres et nous les désignons sous le nom de consocion du *Thymus vulgaris-Argyrolobium Linneanum*.

Dans d'autres points des Bouches-du-Rhône et de Vaucluse, *Satureia montana* domine dans des conditions analogues; comme *T. vulgaris*, elle peut remplir le rôle de pionnier et avec les compagnes du *B. erectus* elle forme un consocion. Il en est encore de même pour *Aphyllanthes monspeliensis*. Ces divers consociations se développent sur un tapis muscin de *Tortula ruralis*, *Camptothecium lutescens*, avec lesquelles ils forment autant de consociations différentes. Ces consociations cessent de se développer au-delà du col des Etroits de la Cluse, et au-dessus de 1.100 mètres dans la région des poudingues de Montmaur, ils ne se rencontrent pas sur le versant nord de l'Aurouze, ni dans la cuvette du Dévoluy central.

Ces consociations et les consociations correspondantes caractérisent une forme méridionale de Bauques à *B. erectus* qui n'a pas, dans nos recherches, été rencontrée avec un fort développement hors des limites de l'ancienne Provence et du Comtat.

Nous constatons encore la présence, dans la même formation, du groupe suivant :

<i>Helianthemum oelandicum.</i>	5	<i>Lotus corniculatus.</i>	2	<i>Fumana procumbens.</i>	1
<i>Hippocratea comosa.</i>	4	<i>Helianthemum polifolium.</i>	2	<i>Fumana Spachii.</i>	
<i>Coronilla minima.</i>	2	<i>Anthyllis Dillenii.</i>	1		

Chacun de ces éléments a été trouvé par nous formant la dominante dans certaines stations, soit de la Montagne de Lure, soit du Luberon, et dans certains talus de la forêt des Sauvages nous retrouvons la consociation à *Helianthemum oelandicum* ou celle à *Hippocratea comosa* avec les mêmes espèces accessoires que dans les stations plus au sud que nous venons de cité. Nous avons rencontré au milieu de la Plaine rimée une dominante très nette d'*Anthyllis Dillenii* que nous avons retrouvée avec les mêmes caractéristiques

dans une pâture à *B. erectus* sur le flanc sud-ouest des coteaux d'Allevard (Isère).

Nous pouvons donc parler des socions et sociations dont l'énumération est faite ci-dessus et considérer comme autant de consociations les groupements dans lesquels celles-ci dominent à côté de *Bromus erectus*. Cependant il y a lieu de remarquer que tandis que *H. Oelandicum*, *Lotus corniculatus*, *Anthyllis Dillenii* se montrent dans l'association du *B. erectus* sur toute l'étendue de l'aire de celle-ci au sud et à l'est du Rhône, en terrain calcaire, il n'en est plus de même de *Fumana procumbens* qui cesse de se montrer en Dévoluy au même niveau que le *Thymus vulgaris*, et de *F. Spachii* dont on ne retrouve que quelques représentants chétifs dans la plaine de Montmaur. Par contre *Hippocrepis comosa* ne se montre avec quelque abondance, dans la région Provençale, qu'à partir d'une altitude supérieure à 500 mètres et nous l'avons trouvé avec une assez grande constance dans toutes les bauques à *B. erectus* du Plan d'Aups (massif de la Sainte-Baume), du Luberon, des collines du Comtat et des Baronnies, dans tout le Dévoluy, et nous l'avons encore rencontré abondant dans les alpages du col des Hayes dans le massif de la Grande Chartreuse.

Enfin pour terminer cette analyse disons que *Coronilla minima* se trouve dans les bauques de Basse Provence sous sa sous-espèce : *C. australis*, jusqu'à une altitude de 900 mètres environ au-dessus de laquelle ne se trouvent plus que les diverses variétés de l'espèce type. Dans la région de Lagarde entre Apt et Sault par exemple, à 950 mètres sur le flanc Est des vallons boisés en taillis ouverts de Rouvres se montre *C. australis* tandis que sur le flanc Ouest pousse déjà *C. minima var. typica* Ry. Or c'est cette dernière que nous trouvons en Dévoluy à l'exclusion de toute autre forme ou variété.

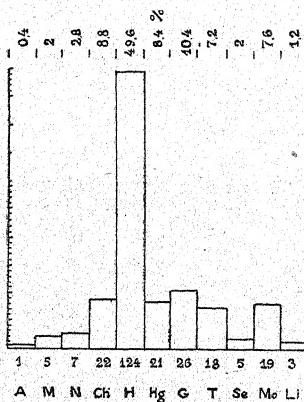
Les diverses consociations dont nous venons de traiter ne se rencontrent dans le Dévoluy que sur de petites aires parmi des stations plus étendues auxquelles la dominance de *Bromus erectus* imprime ce caractère de pelouse sèche que nous avons qualifiée de Bauque : chaque dominante s'y trouve atténuée et la fidélité mesurée par le degré de constance y classe les espèces comme il est indiqué dans le tableau précédent.

*Aspects saisonniers.* — Cette association forme des herbages bas et au premier printemps, alors que les feuilles et les chaumes

desséchés du *B. erectus* hérissonnent le sol et le recouvrent d'un réseau lâche à peine transpercé par les jeunes feuilles formant encore des touffes basses et resserrées, les Chaméphytes qui donnent à la formation sa physionomie de pâture basse sont en pleine floraison, parmi eux dominent les fleurs jaunes en larges touffes des Légumineuses et de *Helianthemum oelandicum*, tandis que *H. polifolium* et *Anthyllis Dillenii* forment des taches blanches éparses.

Au-dessus de 1.200 mètres, les *Gentiana verna* et *angustifolia* qui déjà y forment des clans importants mettent leur note bleue dans ce paysage doré.

Au mois de juin, le Brome cache déjà les Chaméphytes, le tapis



végétal prend son aspect de pelouse. C'est alors que fleurissent les Orchidées, et enfin, en plein été alpin, au mois de juillet, ce sont les Lavandes, les *Vicia tenuifolia* et les *Medicago* qui forment à travers les Graminées déjà jaunies de larges masses colorées de violet.

*Spectre biologique.* — Le tableau que nous avons donné nous permet encore d'établir le spectre biologique constitué en dénombrant les représentants de chaque forme biologique dans la liste puis ramenant chaque nombre obtenu à ce qu'il serait pour un semblable groupement ne renfermant que cent individus ; ce spectre montre la présence de Phanérophytes supérieurs qui sont les pionniers venus des formations ligneuses voisines et n'appartiennent qu'accidentellement à l'association ; lorsque leur nombre augmente, alors naissent de nouveaux groupements dont nous aurons à traiter

plus loin, taillis, buissons, forêts. Les Phanérophytes forment 5,20 %, les Chaméphytes 8,8 %, les Hémicryptophytes 49,6 %, les Graminoïdes (Graminées et Cypéracées) 8,4 %, les Succulentes 5 %, les Thérophytes 7,2 %, les Bryophytes 7,6 % enfin les Lichens 1,2 % de la totalité des espèces.

Les Muscinées ne forment jamais dans la bauque normale une strate fermée ; de ci de là se montrent quelques maigres touffes de Mousses ou de Lichens : seule *Tortula ruralis* arrive parfois à constituer une colonie de quelque importance.

Ce spectre biologique est celui d'une formation herbacée typique ; si nous en considérons les divers éléments, nous constatons que ses Graminées appartiennent à des types nettement xérophiles à feuilles se repliant en haleine sous l'action de la sécheresse ; parmi les Chaméphytes, celles qui dominent sont pourvues de poils abondants comme *Teucrium aureum*, *Anthyllis montana*, *Helianthemum celandicum*, *Lotus corniculatus*, *Genista pilosa*, ou bien encore possèdent des feuilles se repliant sur leurs bords comme *Thymus Serpyllum var. angustifolium*, d'autres encore présentant les deux mécanismes réunis : comme *Helianthemum polifolium*, *Teucrium montanum* ; d'autres enfin sont des espèces à végétation rapide qui ayant déjà mûri leurs fruits sont à l'état de repos quand arrive l'été sec et chaud de ces régions, tel *Anthyllis Dillenii*, *Hippocratea comosa* et les divers Géophytes ; les Bryophytes de l'association participent, elles aussi, à ces caractères biologiques.

Les bauques à *B. erectus* du Dévoluy sont donc bien constituées par la même association que celle décrite par B. BLANQUET sous le nom de *Xerobrometum* dans les Cévennes et par LIOU CHEN NGO dans la Limagne, cependant il convient de remarquer que ce faciès xéromorphique y est beaucoup plus accusé que dans l'association à *B. erectus* des bauques de plaines et des basses montagnes de la Provence, et que les Thérophytes y sont aussi moins abondantes ; à ce dernier point de vue, le « Brometum » décrit par M. GUINOCHEZ dans les Dombes paraît intermédiaire entre les bauques à *Bromus erectus* de Provence et celles du Dévoluy ainsi qu'il ressort de la comparaison des spectres biologiques : A. étant celui du Dévoluy, B. celui des Dombes.

	A	B
Ph	6	5,20
Ch	15	9
H	49	58
G	8	10,40
T	22	7, 2

Nous croyons encore devoir noter l'absence en Dévoluy d'*Helichrysum Stæchas* et d'*Origanum vulgare* que signale GUINOCHEZ et qui abondent aussi dans les bauques du Midi où elles forment de véritables consociations nettement individualisées : nous les avons retrouvées dans l'association de *B. erectus* sur le rebord sud du Graisivaudan, aux flancs du massif de la Grande Chartreuse, à Saint-Pancrace.

*Prairies fauchables à Bromus erectus*. — A côté de sa physionomie de Bauques, l'association de *B. erectus* revêt en divers endroits une physionomie de prairie fauchable, la constitution statistique de ces dernières stations ne varie que très peu au point de vue quantitatif, mais elle diffère des premières surtout au point de vue quantitatif, nous avons pu y constater la plus grande abondance et la plus grande densité des Hémicryptophytes à feuilles peu velues et à tissus riches en eau, telles que les Synanthérées et les Dipsacées, cette formation est caractérisée par la présence du socion : *Galium boreale*, *Galium verum* qui, par endroits, forme de véritables sociétés délimitées. *Poa pratensis var. angustifolia* Ry. se montre encore avec abondance dans les prés fauchables à *B. erectus*, notons enfin *Poa violacea* qui se montre dans les mêmes régions et qu'il est quelquefois difficile de distinguer au premier coup d'œil du précédent, mais qu'un regard attentif reconnaît à ses touffes plus compactes.

Ces prairies fauchables se rencontrent surtout au niveau des cols ou des replats de montagnes, au col de Matacharre, aux cols qui séparent les sommets autour du pic Chauve et des Minches, sur le flanc est des Cuculières, au pré de l'Haupt des Rimas et au haut des vallons du Mas et de Truchières. *Pratella campestris* y forme de grands ronds de sorcières qui de loin se font reconnaître par leur marge de végétation luxuriante, cette marge montre au dehors la dominance presque exclusive de *Poa pratensis*, qui forme un liseré continu doublé en dedans par une bande large de trente à cinquante centimètres constituée par *Galium boreale* et *Galium verum* puis

vient une zone dénudée en partie où se montrent en formation ouverte et par ordre de fréquence : *Helianthemum celandicum*, *Thymus Serpyllum*, *Anthyllis montana*, *Lotus corniculatus* et *Hippocrepis comosa*, enfin l'association du *B. erectus* s'installe au complet et reconstitue la prairie.

**ORIGINES ET ÉVOLUTION  
DE L'ASSOCIATION A *B. ERECTUS***

Nous avons déjà vu que l'association du *B. erectus* succède aux pionniers de la flore des lits de torrents ; c'est elle aussi qui, ayant *Helianthemum celandicum*, *Lotus corniculatus* et *Astragalus semperflorens* ou *A. Monspelliensis* comme pionniers peuple les éboulis terreux ou argilo-caillouteux jusqu'à l'altitude 1.500 mètres, comme nous le dirons plus loin, mais c'est encore elle qui succède aux friches d'assoulement dans toute notre vallée, nous avons eu l'occasion de suivre l'évolution d'une semblable succession aux Sauvages durant cinq années. Le garde forestier qui quitta son service en 1927 cultivait alternativement en blé et en pommes de terre une parcelle de terrain située en marge de la jeune forêt de Pins au-dessus de la maison forestière n° 1 des Sauvages ; la dernière récolte fut la moisson de blé de 1926 et depuis cette parcelle est restée inculte : nous y avons fait des relevés en 1929, 1930, 1932 et nous donnons les résultats de ces relevés dans les trois colonnes ci-dessous où les espèces sont groupées d'après leur degré de fréquence, nous avons établi le spectre biologique de ces trois années afin de pouvoir le comparer à celui de l'association normale établi d'après nos relevés déjà cités. Afin de permettre une comparaison plus facile entre les trois listes, nous avons adopté les signes conventionnels suivants indiquant les plantes présentes dans chaque série, ou dans plusieurs séries :

x Présentes seulement en 1929

— Présentes seulement en 1929 et 1930

v Présentes seulement en 1930

◦ Présentes seulement en 1930 et 1932

w Présentes seulement en 1932

? Présentes seulement en 1929 et 1932

! Présentes en 1929, 1930, 1932

1929

T	<i>Geranium dissectum.</i>	- 5
Ch	<i>Potentilla repens.</i>	- 3
T	<i>Barkhausia foetida.</i>	- 3
G	<i>Convolvulus arvensis.</i>	x 2
H	<i>Centaurea Scabiosa</i>	? 2
G	<i>Melilotus officinalis.</i>	- 2
H	<i>Vicia sepium.</i>	- 2
G	<i>Daucus carota.</i>	x 2
T	<i>Polygonum convolvulus.</i>	x 1
T	<i>Dracocephalum Ruitschianum.</i>	- 1
H	<i>Poterium dactylocladum.</i>	- 1
T	<i>Papaver hybridum.</i>	x 1
H	<i>Vicia tenuifolia.</i>	! 1
G	<i>Cirsium arvense.</i>	x 1
T	<i>Polygonum aviculare.</i>	x 1
H	<i>Knautia arvensis.</i>	x 1
T	<i>Dipsacus sylvestris.</i>	x 1
H	<i>Trifolium repens.</i>	! 1
H	<i>Medicago falcata.</i>	! 1
T	<i>Ranunculus arvensis.</i>	x 1
T	<i>Arenaria serpyllifolia.</i>	- 1
H	<i>Gallium Mollugo.</i>	! 1
T	<i>Crepis pulchra.</i>	x 1
T	<i>Geranium pusillum.</i>	x 1
T	<i>Medicago lupulina</i>	! 1
T	<i>Teucrium Botrys.</i>	- 1
T	<i>Thlaspi arvense.</i>	x 1
H	<i>Plantago lanceolata.</i>	x 1
T	<i>Lathyrus Nissolia.</i>	x 1
G	<i>Silene inflata.</i>	x 1
T	<i>Centaurea Cyanus.</i>	x 1
H	<i>Anchusa Italica.</i>	- 1
T	<i>Lactuca Scariola.</i>	- 1
H	<i>Rumex Arifolius.</i>	x 1
G	<i>Ononis campestris.</i>	? 1
H	<i>Hypericum perforatum.</i>	- 1

1930

T	<i>Barkhausia foetida.</i>	- 4
T	<i>Geranium dissectum.</i>	- 2
H	<i>Trifolium repens.</i>	! 2
T	<i>Medicago lupulina</i>	! 2
Hg	<i>Bromus erectus.</i>	o 2
H	<i>Erigeron acris.</i>	v 2
T	<i>Arenaria serpylli-folia.</i>	- 2
T	<i>Alyssum calcinum.</i>	v 2
Hg	<i>Festuca duriuscula</i>	o 2
H	<i>Gallium Mollugo.</i>	! 1
H	<i>Viola tenuifolia.</i>	! 1
H	<i>Medicago falcata.</i>	! 1
T	<i>Xeranthemum cyathindrium.</i>	v 1
T	<i>Dracocephalum Ruitschianum.</i>	- 1
T	<i>Calamagrostis Acinos.</i>	v 1
H	<i>Scabiosa columbaria.</i>	o 1
G	<i>Rhinanthus major.</i>	o 1
Ch	<i>Plantago Cynops.</i>	v 1
G	<i>Lathyrus pratensis.</i>	o 1
Hg	<i>Dactylis glomerata.</i>	o 1
T2	<i>Carlina vulgaris.</i>	o 1
H	<i>Carlina acanthifolia.</i>	o 1
H	<i>Achillea millefolium.</i>	o 1
H	<i>Plantago media.</i>	o 1
H	<i>Scrofularia Hoppei.</i>	v 1
H	<i>Leucanthemum vulgare.</i>	v 1
H	<i>Hypericum perforatum.</i>	- 1
'T	<i>Teucrium Botrys.</i>	- 1
H	<i>Hieracium pilosella.</i>	o 1
Hg	<i>Kelleria valesiaca.</i>	o 1
T	<i>Viola arvensis.</i>	v 1
Hg	<i>Poa violacea.</i>	o 1
T	<i>Cirsium eriophorum.</i>	v 1
Ch	<i>Potentilla repens.</i>	- 1
H	<i>Vicia sepium.</i>	- 1
H	<i>Poterium dactylocladum.</i>	- 1

1932

Hg	<i>Bromus erectus.</i>	o 4
H	<i>Vicia tenuifolia.</i>	! 3
H	<i>Carlina acanthifolia.</i>	o 2
Hg	<i>Poa violacea.</i>	o 3
H	<i>Trifolium repens.</i>	! 2
H	<i>Medicago falcata.</i>	! 2
G	<i>Rhynanthus major.</i>	o 1
H	<i>Centaurea scabiosa.</i>	! 1
H	<i>Gentiana cruciata.</i>	w 1
Hg	<i>Festuca duriuscula</i>	o 1
H	<i>Plantago media.</i>	o 1
H	<i>Trifolium pratense.</i>	o 1
T	<i>Medicago lupulina</i>	! 1
H	<i>Scabiosa Columbaria.</i>	o 1
H	<i>Gallium mollugo.</i>	! 1
H	<i>Lotus corniculatus.</i>	w 1
H	<i>Onobrychis sativa.</i>	w 1
Ch	<i>Thymus ovatus.</i>	w 1
H	<i>Asperula cynanchica.</i>	w 1
H	<i>Hieracium Pilosella.</i>	o 1
H	<i>Gallium corruledifolium.</i>	w 1
H	<i>Echinops Ritro.</i>	w 1
Hg	<i>Kelleria valesiaca.</i>	o 1
G	<i>Cirsium aculeatum.</i>	w 1
Ch	<i>Thymus Serpyllum.</i>	w 1
H	<i>Litrum salsoloides.</i>	w 1
Ch	<i>Genista pilosa.</i>	w 1
H	<i>Teucrium Chamaedrys.</i>	w 1
Hg	<i>Dactylis glomerata.</i>	o 1
G	<i>Lathyrus pratensis.</i>	o 1
H	<i>Vicia onobrychichtoides.</i>	w 1
H	<i>Achillea millefolium.</i>	o 1
H	<i>Alisma verna coespitosa.</i>	w 1
G	<i>Ononis campestris.</i>	! 1
Ch	<i>Anthyllis montana.</i>	w 1
T	<i>Carlina vulgaris.</i>	o 1

Ce tableau nous donne, pour les diverses formes biologiques, les taux que nous réunissons dans le tableau suivant :

1929

Ch	2,77
H	33,33
Hg	0
G	16,66
T	47,22

1930

5
42,50
17,50
15
30

1932

11,11
58,33
13,88
11,11
5,55

Il ne nous a pas été donné de pouvoir suivre par la même méthode, l'évolution des premiers termes de l'association de *B. erectus* dans d'autres points du Dévoluy ; cependant nous avons pu faire les constatations suivantes : 1<sup>o</sup> sur le territoire de Brunsel et de Janoise ainsi que de Rabiox, chacune des années qui ont précédé 1927 et qui l'ont suivie ont correspondu avec l'abandon de cultures de Céréales et la mise en jachère pâturee des chaumes, et toujours sans aucune exception nous avons constaté la présence de l'association de *Bromus erectus* sur l'emplacement de ces champs abandonnés. 2<sup>o</sup> Partout où nous avons rencontré la bauque à Brome nous avons rencontré sur la même place ces tas de pierres qui jonchent le Dévoluy et sont les témoins irrévocables de la mise en culture ancienne du sol. 3<sup>o</sup> Les prés actuellement fauchables des sources des Sauvas, de Gaspardon, de la ruine de Pré Fontaine ont été cultivés voici cinquante ans à peine par les habitants de Montmaur et de Clairette encore en vie aujourd'hui et qui nous ont montré les limites des anciens champs qu'ils ont bêchés dans leur jeune âge.

Nous avons donc affirmé que l'association du *B. erectus* est l'un des stades actuels de la première série par laquelle passent les terres cultivées laissées en friche.

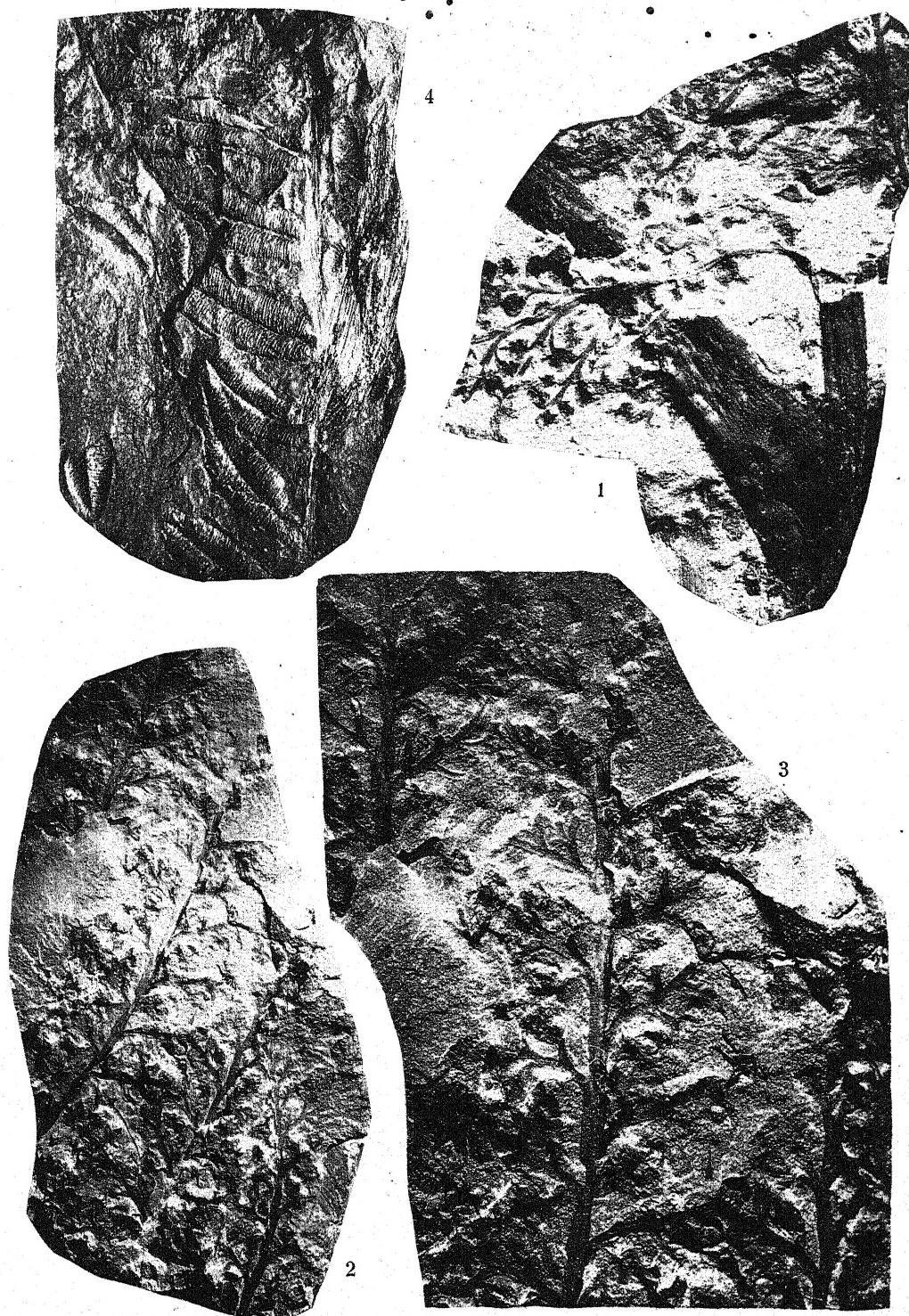
La friche que nous avons étudiée aux Sauvas n'était pas elle-même à son premier stade et sans pouvoir l'affirmer, mais cependant avec beaucoup de probabilité, nous pouvons supposer que ce premier stade doit être analogue à celui que nous avons observé à la Montagne où nous avons constaté que les friches débutent par un stade où domine *Carduus nutans* à côté de *verbasco* (tantôt *Verbascum thapsus*, tantôt *V. nigra*) ce stade aboutit lui-même à l'association de *B. erectus*, dans les vallées de la Souloise et de la Ribière on voit *Cirsium eriophorum* s'introduire dans le groupement et y dominer par places comme il le fait encore au col de l'Haye en Graisivaudan ; ces formations sont à rapprocher de celle que ALLORGE a décrite sous le nom de « friches récentes à *C. nutans* et à *molènes* [5, p. 802] et dont LIOU CHEN NGO a trouvé l'équivalent en Limagne.

Nous avons constaté une troisième origine à l'association du *B. erectus* en Dévoluy dans la dégénérescence des vieilles arrhéna-théraies dont nous parlerons plus loin et où, par suite du fauchage, l'*Arrhenatherum* disparaît ainsi que la luzerne et le sainfoin et où prospère alors la prairie à Brome.

Nous avons ainsi établi que dans la région du Dévoluy, sur toute terre dénudée par érosion, apport d'alluvions torrentielles ou par la culture et abandonnée à la libre végétation, s'édifie d'abord l'association du *B. erectus*. Cette association est susceptible de persister longtemps si elle n'est pas soumise à l'action indirecte de l'homme. Cette action peut d'ailleurs être favorable à l'association, le fauchage par exemple, qui permet aux espèces hemicryptophytes de se multiplier à l'abri de l'invasion des nanophytes, c'est ainsi que sont constituées les prairies des Sauvas, de Matacharre, de la Montagne, du Festre, etc... ; la mise en culture, le reboisement, le pâturage excessif au contraire sont destructifs pour l'association.

Nous n'avons pas ici à traiter de la première cause qui a pour effet évident la création d'une surface dénudée et ensemencée par l'homme, le reboisement sera l'objet d'une étude particulière. Le pâturage intensif favorise au détriment du *B. erectus* les Graminées cœspiteuses telles les *Festuca*, les *Kæleria*, les *Brachypodium pinnatum*, l'aboutissement de la mise en pâture intensive de la prairie ou de la bauque à *B. erectus* sera donc soit l'association de *Festuca duriuscula* soit celle de *Brachypodium pinnatum*.

(A suivre.)

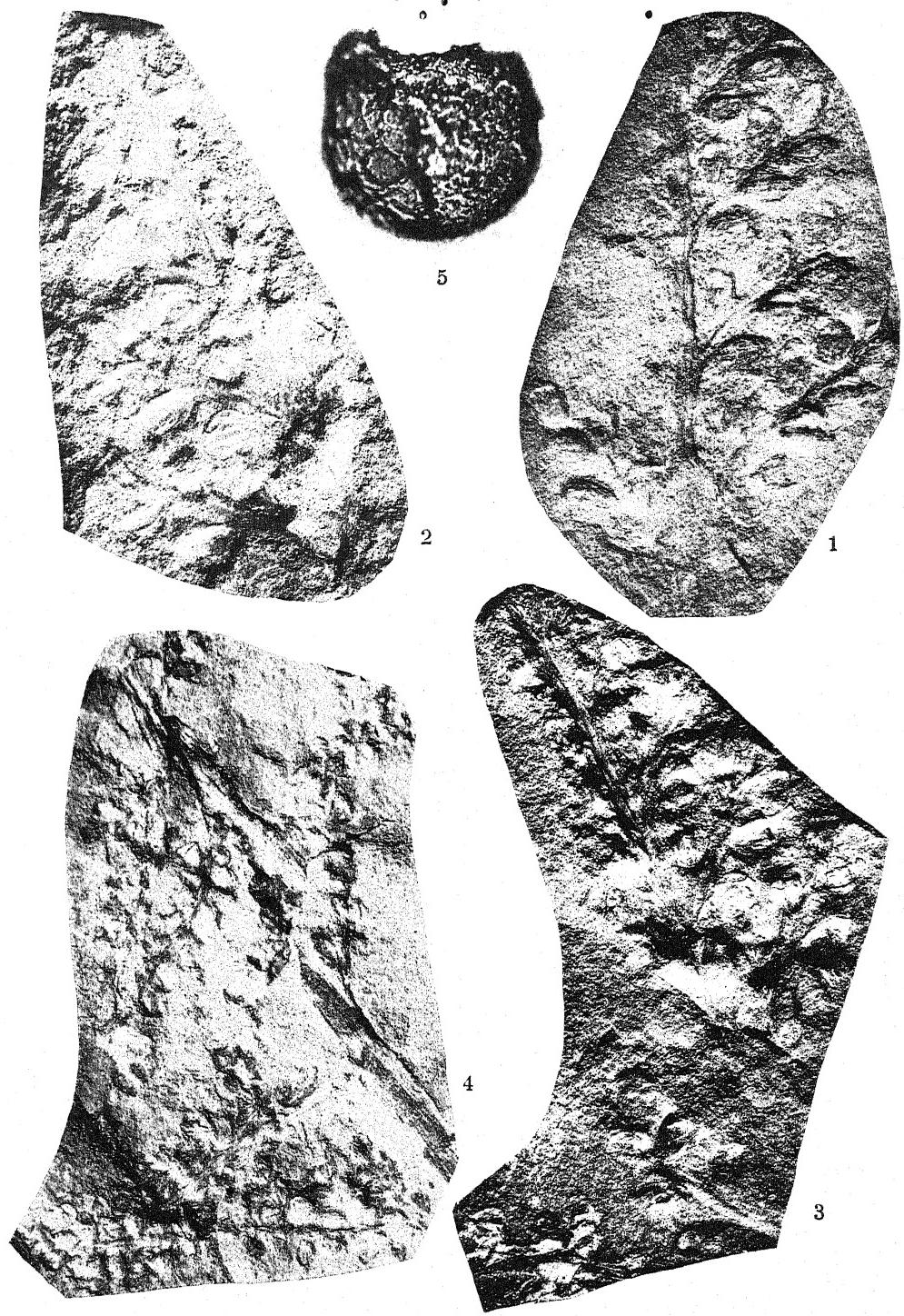


P. et A. LEBLANC, Phot.

BOUAN, Imp.

*Crossotheca Chailleti* n. sp. et *Boulaya prælonga* n. sp.



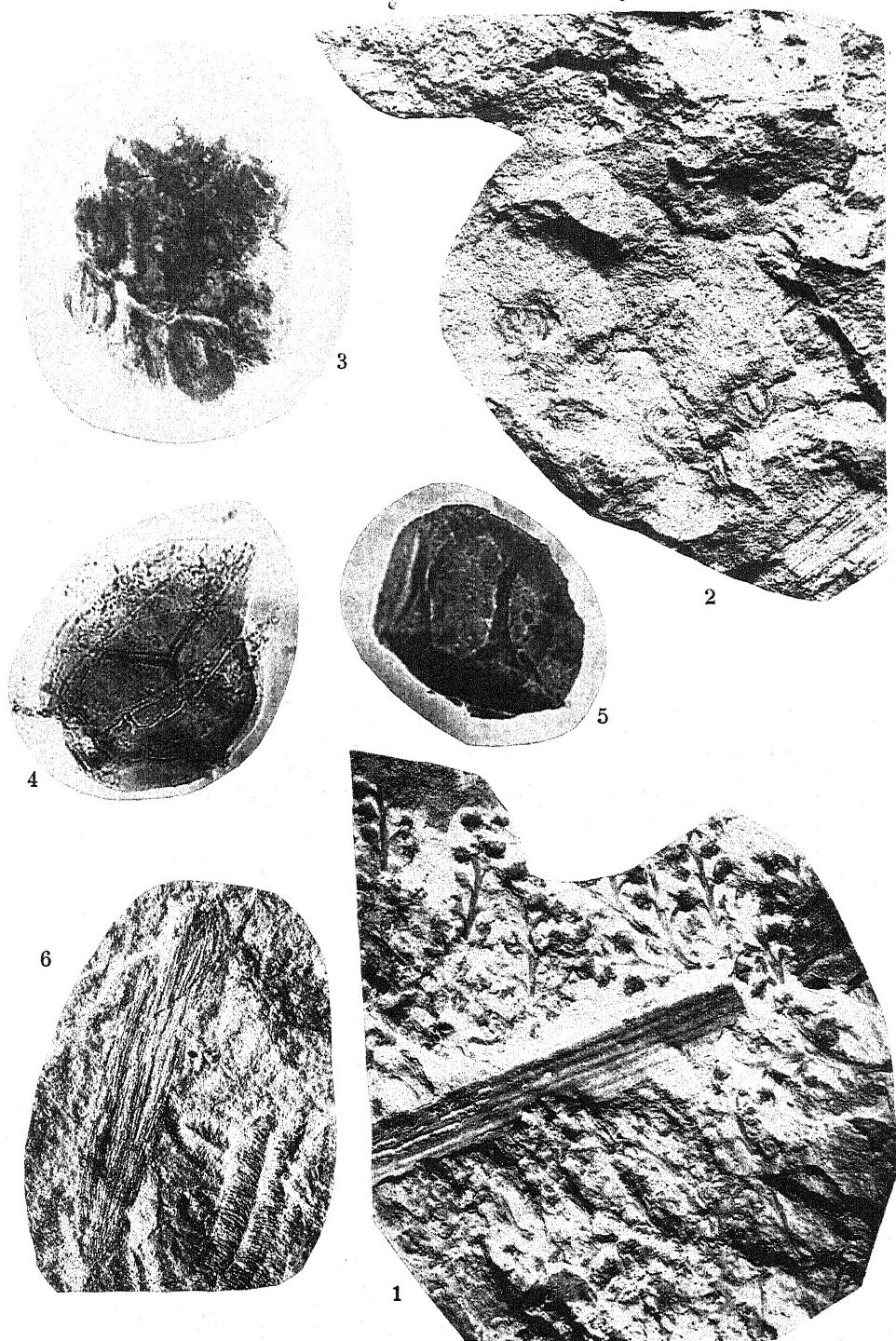


P. et A. LEBLANC, Phot.

*Crossotheca* sp. aff. *Cr. Chailleti*

BOUAN, Imp.

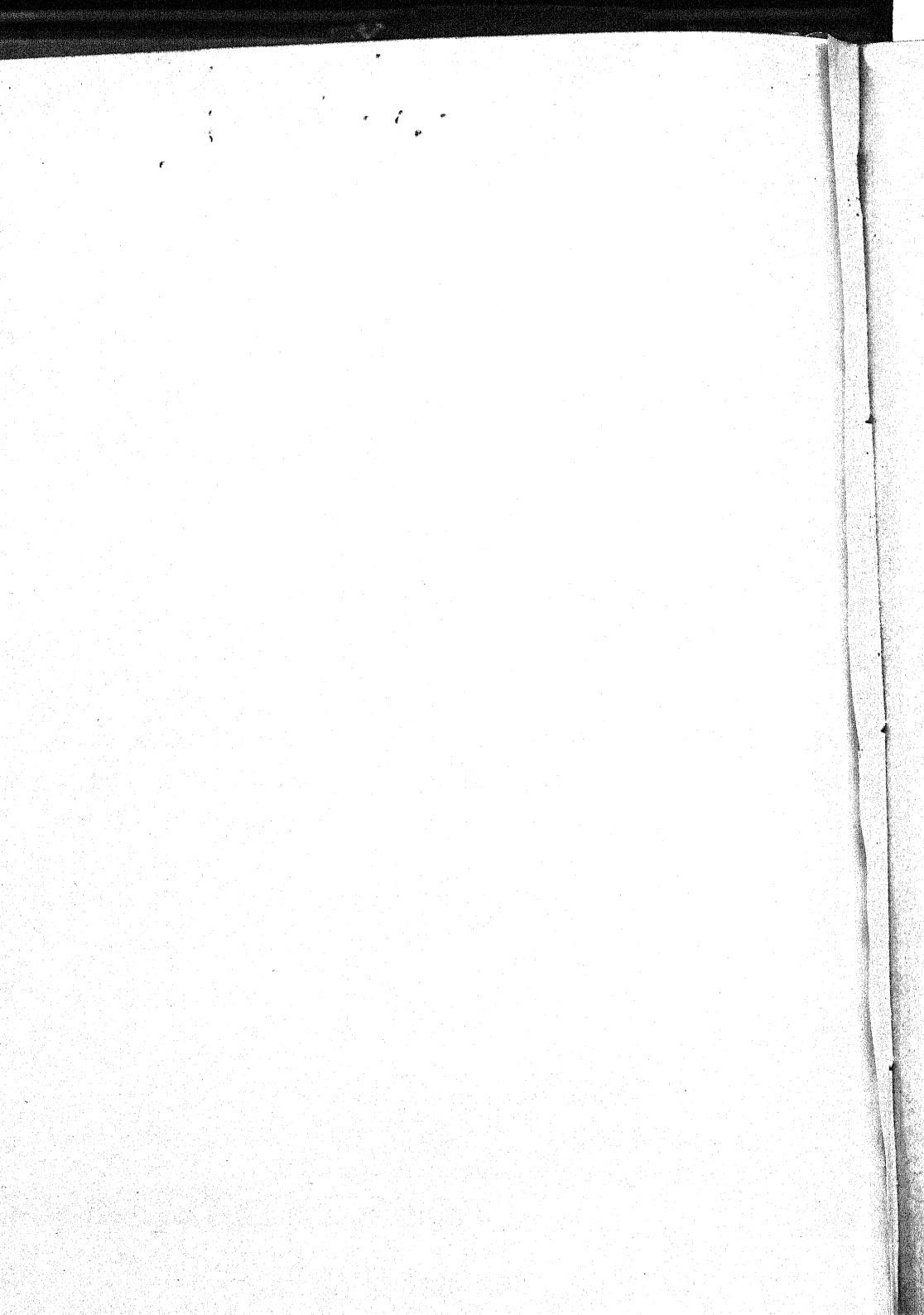




P. et A. LEBLANC, Phot.

BOUAN, Imp.

*Crossotheca Chailleti n. sp.*



## ACTION DU MILIEU EXTÉRIEUR SUR LE MÉTABOLISME VÉGÉTAL

### III. — LA RESPIRATION DE TISSUS FOLIAIRES FORMÉS A DES INTENSITÉS LUMINEUSES DIFFÉRENTES.

par Mlle A.-M. BRONNER

De nombreux expérimentateurs ont étudié l'influence de la lumière sur le développement des végétaux, mais la plupart ont eu surtout pour préoccupation la recherche des variations anatomiques et morphologiques subies par des plantes cultivées sous des intensités lumineuses différentes. L'étude des échanges gazeux de ces mêmes plantes a été jusqu'à présent assez négligée, tout au moins en ce qui concerne la respiration. Notons bien qu'il ne s'agit pas ici de l'influence de la lumière sur la respiration d'un même tissu ou de tissus semblables entre eux (BONNIER et MANGIN), mais des variations du phénomène respiratoire chez des tissus formés à des intensités lumineuses différentes. Des travaux ont été faits sur les variations de la photosynthèse chez des plantes développées sous des intensités lumineuses différentes ; le plus récent, celui d'Edmond Rosé (1), nous intéresse tout particulièrement ; d'abord il emploie une méthode de culture établie par Raoul COMBES qui est précisément celle que nous avons utilisée ; d'autre part il effleure la question qui nous occupe.

On sait que la mesure des échanges gazeux qui se produisent entre le milieu extérieur et une plante verte exposée à la lumière ne rend pas compte de la photosynthèse, mais de l'ensemble de deux phénomènes : photosynthèse et respiration. Ayant montré, dans une

(1) Edmond Rosé. Energie assimilatrice chez des plantes cultivées sous différents éclairements (*Ann. Sc. nat. Bot.* 9<sup>e</sup> série T. XVII, p. 1, 1913).

série d'expériences préalables, que les chiffres exprimant la résultante des deux phénomènes d'une part, la photosynthèse d'autre part, sont toujours dans un même ordre de grandeur relatif, Rosé, dans toute la suite de son travail, se borne à déterminer seulement la résultante, obtenant une approximation qui lui paraît suffisante de l'énergie de photosynthèse. Ces mesures préliminaires l'ont nécessairement amené à déterminer l'intensité des échanges gazeux respiratoires. Il trouve, pour les quatre éclairements dont il dispose, des quantités de gaz carbonique dégagées par gramme de plante et par heure, variant entre 0 cm<sup>3</sup>, 72 et 1 cm<sup>3</sup>, 05 pour le *Teucrium Scordonia* et entre 0 cm<sup>3</sup>, 54 et 0 cm<sup>3</sup>, 83 pour le *Pisum sativum*. Malheureusement il ne nous donne aucune indication sur sa technique ni sur l'âge des feuilles prélevées.

Quoiqu'il en soit ces chiffres sont assez significatifs et nous montrent que le phénomène respiratoire n'est pas identique chez des tissus d'une même espèce végétale développés sous des intensités lumineuses différentes. Quels sont le sens, la grandeur, la nature de ces variations, c'est ce que j'ai essayé de déterminer en m'adressant aux feuilles du *Raphanus sativus* l'une des plantes étudiées par R. COMBES (1) en 1910 et plus récemment par Jeanne PANCHAUD (2), à propos de l'absorption de la matière minérale et de l'élaboration de la matière organique.

Les cultures ont été faites à l'École Nationale d'Horticulture de Versailles. Les graines de *Raphanus sativus* séparées en cinq lots ont été semées dans la terre ordinaire le 5 mai 1933. Chaque lot est mis à développer sous une intensité lumineuse différente obtenue à l'aide d'une tente-abris du modèle employé par R. COMBES, dans ses recherches de 1910.

Il a été possible de réaliser, par ce procédé, quatre éclairements qui sont respectivement, en représentant par 1 la lumière solaire directe : E 1/9, E 1/3, E 1/2, E 3/4. Un cinquième éclairement E 1 nous est fourni par cette lumière solaire directe.

(1) R. COMBES. Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement. (*Ann. Sc. Nat. Bot.* 9<sup>e</sup> série. T. XI, p. 75. 1910).

(2) J. PANCHAUD. Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. II (*Rev. Gén. Bot.* T. XLVI. 1934).

Nous avons donc ainsi cinq lots de graines placés dans des conditions identiques sauf évidemment en ce qui concerne les quantités de lumière reçues. La germination commence dès les 14 et 15 mai à peu près normalement, mais aussitôt des différences morphologiques très nettes apparaissent entre les cinq lots de plantes.

Toutes les analyses d'air ont été faites, à l'aide de l'eudiomètre de LAULANIÉ et PLANTEFOL. Il est inutile de donner une description de l'appareil et de la technique d'analyse, on trouvera tous les renseignements nécessaires dans le mémoire de PLANTEFOL (1). Signalons seulement qu'elle nous permet d'obtenir, avec toute sécurité, une approximation du centième de centimètre cube. De plus, toutes les causes d'erreurs pouvant provenir des variations de la température et de la pression sont écartées.

Il s'agissait d'étudier les échanges gazeux respiratoires de feuilles de *Raphanus sativus* récoltées à des stades déterminés sous chacun des cinq éclairements.

En général, lorsqu'on veut étudier la respiration d'un tissu deux méthodes sont utilisables : on peut opérer soit en atmosphère confinée soit en atmosphère renouvelée. Les expériences classiques de MAQUENNE et DEMOUSSY (2) ont montré que la première donne toujours des résultats entachés d'une erreur due à la grande solubilité du gaz carbonique dans le suc cellulaire. Le fait avait déjà été mis en évidence par DEHÉRAIN et MAQUENNE (3).

La deuxième méthode est supérieure à la première car elle évite cette erreur, mais elle nécessite un dispositif assez compliqué, difficile à employer dans les conditions où j'opérais. Elle est excellente pour la détermination des intensités et des quotients respiratoires exacts, mais le but poursuivi ici n'était pas de faire des déterminations absolues, il s'agissait de comparer les échanges gazeux respiratoires de tissus formés dans des conditions différentes.

J'ai opéré en atmosphère confinée en réduisant les causes d'err-

(1) PLANTEFOL. Les eudiomètres de précision. (*Bull. Soc. Chim. Biol.* T. XIV, n° 6, p. 929. 1932.)

(2) MAQUENNE et DEMOUSSY. Nouvelles recherches sur les échanges gazeux des plantes vertes avec l'atmosphère. (Paris, Gauthier-Villars. 1913.)

(3) DEHÉRAIN et MAQUENNE. Recherches sur la respiration de feuilles à l'obscurité (*Ann. Agron.* T. XII, 1886).

reurs au minimum ; pour cela je mettais toujours en présence de grands volumes d'air et de petites quantités d'organes. Les feuilles sont placées dans des ampoules de verre de 160 à 170 centimètres cubes de capacité, constituées par deux parties, l'une plus petite formant couvercle s'emboitant exactement dans l'autre (fig. 1) ; la fermeture hermétique est assurée par un bon graissage des parois en contact. Chacune des deux parties est prolongée par un tube muni d'un robinet, celui qui fait suite au couvercle est un tube capil-



Fig. 1. — Ampoule de verre employée dans l'étude de la respiration.

laire. C'est ce tube qui sera en communication directe avec l'eudiomètre et permettra de faire passer les gaz de l'ampoule dans l'analyseur de l'appareil.

Dans l'ampoule remplie d'air par une simple ouverture dans l'atmosphère on enferme l'organe dont on veut étudier la respiration. Une série d'ampoules est ainsi préparée à Versailles avec des feuilles de *Raphanus sativus* prélevées sous les différents éclairements ; on prend soin en même temps de remplir du même air, mais sans y mettre de feuille, une ampoule qui servira de témoin.

Les ampoules réunies dans une caisse à doubles-parois, où l'obscurité est complète, sont ramenées à la Sorbonne et laissées ainsi un temps qui varie de 6 à 9 heures. L'atmosphère des différents appareils ainsi que l'air témoin sont ensuite analysés à l'eudiomètre. Comme

L'analyse ne met en jeu que 100 cm<sup>3</sup> de gaz les nombres trouvés doivent être rapportés au volume total d'air enfermé dans les ampoules, la capacité de chacune d'elle ayant été déterminée préalablement et le volume de feuille calculé en considérant qu'un gramme de substance fraîche occupe un volume de 1 cm<sup>3</sup>.

Il est possible d'obtenir ainsi par comparaison avec l'air témoin, la quantité de gaz carbonique rejetée, la quantité d'oxygène absorbée par chaque feuille, et de calculer à la fois l'intensité respiratoire et le quotient respiratoire.

Les quantités de gaz carbonique dégagées par gramme de plante et par heure ont été rapportées à 1 gramme de substance fraîche ; il a été constaté que les résultats sont dans un même ordre de grandeur relatif lorsque les quantités de gaz carbonique sont rapportées à 1 gramme de substance sèche.

Toutes les récoltes ont toujours été effectuées au début de la matinée entre 8 h. 30 et 9 h. 30. Chaque feuille avant d'être enfermée était détachée de la plante et pesée immédiatement afin de déterminer le poids de la substance fraîche.

Les feuilles ont été autant que possible choisies dans un état de développement à peu près identique.

#### STADE A

*Cotylédons étalés.* — Récolte les 23 et 24 mai.

Le tableau ci-dessous et les suivants résument les résultats obtenus, tous les volumes sont exprimés en centimètres cubes.

ÉCLAIR <sup>ts</sup>	AVANT RESPIRATION		APRÈS RESPIRATION		CO <sub>2</sub> REJETÉ	O <sub>2</sub> ABSORBÉ	CO <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub> gr. HEURE
	CO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>				
	0,05	34,84	0,21	34,68	0,16	0,16	1	0,10
E 1/9	0,05	35,45	0,25	35,25	0,20	0,20	1	0,07
E 1/3	0,05	33,88	0,55	33,38	0,50	0,50	1	0,17
E 1/2	0,05	33,92	0,58	33,40	0,53	0,52	1,02	0,46
E 3/4	0,05	35,71	0,51	35,26	0,46	0,45	1,03	0,41
E 1								

L'examen de la dernière colonne nous montre des différences très importantes entre les intensités respiratoires des tissus formés

sous E 1/9 et E 1/3 d'une part et sous E 3/4 et E 1 d'autre part. En ce qui concerne E 1/2 les chiffres sont à rapprocher de ceux relatifs aux premiers éclairements. Le maximum est sous E 3/4. Le quotient respiratoire est, dans tous les cas, voisin de 1 ou légèrement supérieur à 1.

Comment interpréter ces faits ? En même temps qu'étaient effectuées ces mesures de respiration, Marie MOREAU (1) étudiait les variations de la teneur en azote des plants de *Raphanus sativus* cultivés dans les mêmes conditions que les miens. Or la richesse en azote protéique d'un tissu nous donne une idée approximative de sa teneur en matière vivante. Voici les résultats trouvés ; les chiffres expriment les quantités d'azote protéique contenues dans 100 grammes de substance sèche, ils se rapportent à la plante entière, mais il est certain qu'à ce stade la matière vivante est à peu près uniformément répartie dans la jeune plantule :

E 1/9	E 1/3	E 1/2	E 3/4	E 1
3,27	3,33	3,73	3,9	3,55

Ces résultats, très voisins les uns des autres, permettent de penser qu'à ce stade la matière végétale formée sous les différents éclairements contient des quantités de substance vivante très voisines, avec cependant un maximum sous E 3/4, maximum qui coïncide avec celui trouvé pour les intensités respiratoires. Mais les différences de teneur en matières protéiques constatées par Marie MOREAU n'expliquent pas les différences considérables des intensités respiratoires existant entre les plantes de l'éclairement E 1/2 et celles de l'éclairement E 3/4 et en général entre les plantes développées en lumière faible E 1/9, E 1/3, E 1/2 et celles développées en lumière intense E 3/4 et E 1. Un facteur autre que la proportion de substance vivante dans la matière végétale intervient donc ; ce facteur est vraisemblablement la teneur en glucides des tissus. Les expériences de MOLLIARD (2), puis celles de MAIGE et NICOLAS (3)

(1) Le mémoire de Mlle M. MOREAU sera publié ultérieurement dans ce même recueil.

(2) MOLLIARD. Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (*Rev. Gén. Bot.* T. XIX, p. 241, 1907).

(3) MAIGE et NICOLAS. Recherches sur l'influence des solutions sucrées de divers degrés de concentration sur la respiration, la turgescence et la croissance de la cellule (*Ann. Sc. Nat. Bot.* 9<sup>e</sup> série T. XII, p. 315, 1910).

ont mis en évidence le fait que des tissus végétaux cultivés sur des solutions de plus en plus concentrées en glucides, présentent des intensités respiratoires de plus en plus grandes et cela jusqu'à une certaine valeur de la concentration qui varie d'ailleurs avec la nature du sucre employé.

Le quotient respiratoire, toujours voisin de 1, semble indiquer que l'aliment brûlé ici doit être surtout de nature glucidique. D'autre part, les recherches de Jeanne PANCHAUD (1) ont montré que l'élaboration de la matière organique est relativement lente aux éclaircements E 1/9, E 1/3, E 1/2 ; on peut donc penser que les tissus de ces plantes ont une faible teneur en sucres ; cette hypothèse reste toutefois à vérifier. S'il en est ainsi, les faibles intensités respiratoires des matières végétales formées en E 1/9, E 1/3, E 1/2 peuvent s'expliquer surtout par leur faible teneur en glucides.

Remarquons en passant que la méthode d'étude de la respiration en air confiné, appliquée dans les conditions réalisées ici, a permis d'obtenir des quotients respiratoires supérieurs à l'unité ; le facteur solubilité du gaz carbonique a donc joué très faiblement.

#### STADE B

*Quatre feuilles développées. — Récolte les 9 et 10 juin.*

ÉCLAIR <sup>ts</sup>	AVANT RESPIRATION		APRÈS RESPIRATION		CO <sub>2</sub> REJETÉ	O <sub>2</sub> ABSORBÉ	CO <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub> gr. HEURE
	CO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>				
E 1/9	0,05	34,77	0,10	34,72	0,05	0,05	1	0,08
E 1/3	0,05	33,88	0,27	33,66	0,22	0,22	1	0,08
E 1/2	0,05	35,62	0,76	34,93	0,71	0,69	1,02	0,14
E 3/4	0,05	34,72	1,36	33,46	1,31	1,26	1,03	0,23
E 1	0,05	34,68	0,91	33,85	0,86	0,83	1,03	0,19

Il y a une tendance générale à la diminution des intensités respiratoires. Diminution très marquée surtout pour les deux éclaircements forts où les chiffres passent de 0 cm<sup>3</sup>, 41 et 0 cm<sup>3</sup>, 46 pour le stade A à 0 cm<sup>3</sup>, 19 et 0 cm<sup>3</sup>, 23 pour le stade B sous E 1 et E 3/4. Sous E 1/2 la baisse est moins accentuée. Sous E 1/9 et E 1/3

(1) J. PANCHAUD. Mémoire cité.

pas de changements appréciables, les faibles variations subies pouvant être attribuées à des différences individuelles. Les intensités respiratoires des feuilles récoltées sous E 1, E 3/4, E 1/2 restent supérieures à celles des organes développés aux deux éclairements faibles. Le maximum est sous E 3/4.

Rapprochons ces résultats de ceux obtenus par Marie MOREAU dans les dosages d'azote. Les quantités d'azote protéique pour 100 passent du stade A au stade B de 3 mmg., 9 et 3 mmg., 55 à 2 mmg., 5 et 2 mmg., 05 sous les éclairements E 3/4 et E 1. Cette baisse peut être interprétée comme une diminution de la teneur en matière vivante, la matière inerte commençant par conséquent à devenir assez abondante. Pour les éclairements E 1/9, E 1/3, E 1/2 nous avons vu que c'est surtout la faible teneur en sucres qui peut expliquer la valeur de l'intensité respiratoire au stade A ; il en est de même au stade B.

Signalons que la tubérisation commence à la lumière solaire directe et à la lumière faiblement atténue dès le 2 juin, vers le 5 juin à l'éclairement E 1/2.

Le quotient respiratoire reste toujours voisin de 1.

### STADE C

*Avant la floraison.* — Récolte les 4 et 5 juillet.

A ce stade, les boutons commencent à se former, mais les plantes ne sont pas encore montées.

La baisse des intensités respiratoires des feuilles récoltées sous E 1, E 3/4, E 1/2 se poursuit, les chiffres représentant ces intensités deviennent très voisins les uns des autres. Toujours aucun changement pour les deux plus faibles éclairements.

ÉCLAIRAGE	AVANT RESPIRATION		APRÈS RESPIRATION		CO <sub>2</sub> REJETÉ	O <sub>2</sub> ABSORBÉ	CO <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub> gr. HEURE
	CO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>				
	E 1/9	0,05	35,63	0,44	35,24	0,39	0,39	1 0,09
E 1/3	0,05	34,38	1,34	33,07	1,29	1,31	0,98	0,08
E 1/2	0,05	34,99	2,75	32,25	2,70	2,74	0,98	0,11
E 3/4	0,05	32,60	5,36	27,28	5,31	5,32	1	0,12
E 1	0,05	34,34	3,52	30,93	3,47	3,41	1,01	0,16

Remarquons d'autre part que les intensités respiratoires des tissus formés aux éclairements intenses se rapprochent beaucoup de celles des tissus formés aux éclairements faibles. Le maximum qui était jusqu'à présent à l'éclairement E 3/4 passe à la lumière solaire directe.

Sous les deux éclairements forts, les tubercules deviennent très gros. En E 1/2 ils grossissent peu, d'ailleurs sous cet éclairement les plantes ont toujours eu un aspect un peu étiolé. Pas de tubercules en E 1/9 et en E 1/3 ; il n'y en aura jamais. Si on admet, comme nous l'avons fait, que la faible intensité respiratoire chez ces plantes est causée par leur faible richesse en glucides, ces résultats sont conformes à ceux obtenus par MOLLIARD (1) dans son étude sur les rapports qui existent entre la teneur en sucres des tissus et la tubérisation ; pour qu'il se forme des tubercules, il faut que soit réalisée une certaine concentration des glucides. Cette concentration n'est jamais atteinte sous les faibles éclairements.

Le quotient respiratoire est toujours très voisin de 1.

#### STADE D

*Pleine floraison.* — Récolte les 17 et 22 juillet.

ÉCLAIR <sup>ts</sup>	AVANT RESPIRATION		APRÈS RESPIRATION		CO <sup>2</sup> REJETÉ	O <sup>2</sup> ABSORBÉ	CO <sup>2</sup> O <sup>2</sup>	CO <sup>2</sup> gr. HEURE
	CO <sup>2</sup>	O <sup>2</sup>	CO <sup>2</sup>	O <sup>2</sup>				
E 1/9	0,05	34,61	0,25	34,38	0,20	0,23	0,86	0,08
E 1/3	0,05	35,17	1,04	34,12	0,99	1,05	0,94	0,10
E 1/2	0,05	34,72	3,57	31,21	3,52	3,51	1,004	0,29
E 3/4	0,05	34,34	4,55	29,85	4,50	4,49	1,003	0,27
E 1	0,05	34,66	3,88	30,84	3,83	3,82	1,004	0,30

La floraison n'a pas eu lieu en même temps sous les divers éclairements ; les organes devant être comparés au point de vue physiologique, ils ont été récoltés à des dates différentes mais sur des plantes parvenues au même stade de développement (pleine floraison). Les sujets des éclairements E 3/4 et E 1 ayant fleuri avant

(1) MOLLIARD, Mémoire cité.

les autres furent récoltés les premiers ; ceux de E 1/2 un peu plus tard et en même temps qu'eux les feuilles de E 1/9 et E 1/3.

Pour ces dernières, l'intensité respiratoire demeure faible. Mais pour les trois autres éclairements, les intensités très basses au dernier stade remontent d'une façon appréciable sans atteindre toutefois les intensités du début. Nous obtenons sous E 1/2, E 3/4 et E 1 des chiffres si voisins : 0 cm<sup>3</sup>, 29, 0 cm<sup>3</sup>, 27 et 0 cm<sup>3</sup>, 30 qu'il est impossible d'indiquer un maximum.

Il est intéressant de constater que cette augmentation de l'intensité respiratoire coïncide avec le moment où la formation des fleurs détermine dans la plante un déplacement de substances.

Les expériences de BONNIER et MANGIN (1) ont déjà montré, mais sur la plante entière, une variation de l'intensité respiratoire dans le même sens au moment de la floraison.

Le quotient respiratoire baisse sous l'éclairage E 1/9, où les plantes parviennent à la fin de la végétation.

#### STADE E

*Fin de la floraison.* — Récolte les 21 et 22 août.

ÉCLAIR <sup>ts</sup>	AVANT RESPIRATION		APRÈS RESPIRATION		CO <sub>2</sub> REJETÉ	O <sub>2</sub> ABSORBÉ	CO <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub> gr. HEURE
	CO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>				
	»	»	»	»	»	»	»	»
E 1/9	0,05	33,69	0,85	32,87	0,80	0,82	0,97	0,08
E 1/3	0,05	35,13	0,26	34,92	0,21	0,21	1	0,12
E 1/2	0,05	35,24	1,07	34,22	1,02	1,02	1	0,17
E 3/4	0,05	35,42	1,45	33,98	1,40	1,44	0,98	0,18
E 1	0,05	35,42	1,45	33,98	1,40	1,44	0,98	0,18

Les plantes sous E 1/9 sont toutes mortes. Sous E 1/3 toujours les mêmes intensités respiratoires basses. Aux éclairements E 1/2, E 3/4, E 1, après l'augmentation constatée au stade précédent se produit une baisse très appréciable.

Le quotient respiratoire est toujours voisin de l'unité.

(1) BONNIER et MANGIN. Recherches sur les variations de la respiration avec le développement des plantes (*Ann. Sc. Nat.* 7<sup>e</sup> série. T. II, p. 315, 1885.)

## STADE F

*Fruits mûrs.* — Récolte les 16 et 17 octobre.

ÉCLAIR <sup>ts</sup>	AVANT RESPIRATION		APRÈS RESPIRATION		CO <sup>2</sup> REJETÉ	O <sup>2</sup> ABSORBÉ	CO <sup>2</sup> O <sup>2</sup>	CO <sup>2</sup> gr. HEURE
	CO <sup>2</sup>	O <sup>2</sup>	CO <sup>2</sup>	O <sup>2</sup>				
E 1/9	"	"	"	"	"	"	"	"
E 1/3	0,05	34,55	0,82	33,80	0,77	0,75	1,02	0,09
E 1/2	0,05	35,15	0,33	34,88	0,28	0,27	1,03	0,12
E 3/4	0,05	35,47	2,01	33,52	1,96	1,95	1,001	0,17
E 1	0,05	33,87	0,58	33,35	0,53	0,52	1,01	0,18

Les fruits sont très bien développés sous les éclairements E 1/2, E 3/4 et E 1, surtout sous les deux derniers.

En E 1/3 quelques fleurs isolées apparaissent maintenant. Au point de vue des intensités respiratoires, aucun changement sur le stade précédent, de même pour les quotients respiratoires.

De cette étude nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

1<sup>o</sup> A tous les stades du développement, le quotient respiratoire est à peu près le même chez les feuilles formées aux différents éclairages. Il demeure toujours aux environs de l'unité sauf toutefois à la fin de la végétation où à l'éclairement le plus faible il tombe à 0,86.

2<sup>o</sup> L'intensité respiratoire présente au contraire des variations très nettes. Notons que :

a) Les tissus formés aux trois éclairements forts ont des intensités respiratoires supérieures à celles des tissus formés aux éclairages faibles.

b) Au début du développement, le maximum d'intensité est sous la lumière solaire légèrement atténue ; par la suite, il semble passer à la lumière solaire directe.

Traçons la courbe représentant les variations des intensités respiratoires au cours du développement sous chacun des éclairages (fig. 2). Pour cela portons en abscisses les stades du développement, et en ordonnées les quantités de gaz carbonique dégagées,

exprimées en centimètres cubes et rapportées à 1 gramme de plante fraîche et à 1 heure de respiration.

L'examen de ces courbes nous les classe en deux catégories :

1<sup>o</sup> Celles relatives aux éclairements E 1/9 et E 1/3, qui ne présentent que de faibles dénivellations. L'intensité respiratoire ne

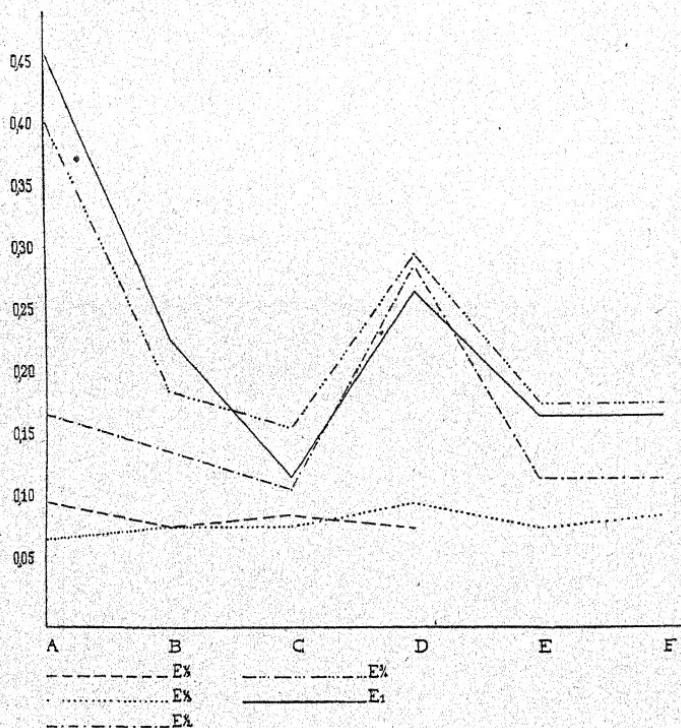


Fig. 2. — Courbe des variations de l'intensité respiratoire chez les feuilles développées à 5 éclairements différents.

varie pas sensiblement pendant tout le temps du développement d'ailleurs anormal, et qui cesse même dès le quatrième stade pour l'éclairage le plus faible.

Ces plantes ont toujours présenté un aspect étiolé et à aucun moment elles n'ont produit de tubercules. Elles n'ont pas fleuri, ni par conséquent porté de fruits.

2<sup>o</sup> Par opposition à ces courbes relatives à une végétation

uniformément appauvrie, les courbes concernant les éclairements E 1/2, E 3/4, E 1 présentent des variations très marquées.

Ces trois dernières courbes ont absolument même allure ; elles ont toutes trois deux maxima très nets situés aux mêmes stades. Le premier maximum se trouve au début du développement, à la fin de la germination ; il est très élevé pour les deux plus forts éclaircements ; jamais par la suite ces intensités respiratoires ne seront à nouveau atteintes. Ceci correspond à un moment où la jeune plante présente une activité vitale très intense. Après ce premier stade on constate une chute progressive des intensités respiratoires pour les trois éclairements, le minimum étant au début de la tubérisation, avant la montée des plantes qui précède la floraison. Nous avons vu comment les variations de la teneur en matière vivante et de la teneur en glucides des tissus paraissent expliquer ces différences d'intensité respiratoire. A la floraison, nouveau maximum suivi d'une descente qui se continue jusqu'à la fin de la végétation.

Les éclairements employés peuvent se classer en trois groupes au point de vue qui nous occupe :

Les éclairements E 1/9 et E 1/3, où la matière végétale formée respire très faiblement et cela du début à la fin de la végétation.

Les éclairements E 3/4 et E 1, où les tissus respirent avec une intensité beaucoup plus grande surtout au début du développement, et où la floraison introduit des variations de grande amplitude. Nous avons montré qu'il faut sans doute attribuer à des différences de teneur en glucides des tissus les différences d'intensité respiratoire présentées par les organes formés sous ces deux groupes d'éclaircements.

L'éclaircement E 1/2 est intermédiaire entre les deux groupes précédents.

# ÉTUDE PHYTO-SOCIOLOGIQUE DU DÉVOLUY

par M. G. GABRIEL

(suite)

---

*CONSOCIATION A BRACHYPODIUM PINNATUM.* — Dans le Dévoluy, l'association à *B. erectus* présente comme le montrent nos relevés : *Brachypodium pinnatum* dans la deuxième classe de fréquence (de 20 à 40 %) or, dans les parties avoisinant Clairette, Brunsel, Rabiox où, pendant notre période d'investigations, libre parcours était donné aux troupeaux, nous avons pu observer que tandis que le chaume et les épis de *Bromus* étaient broutés et par conséquent ne pouvaient donner de semences, *Brachypodium pinnatum* non brouté conservait son chaume et portait ses nombreux épis jusqu'à maturité; les bergers connaissent bien ce fait et attribuent non sans apparence de raison la répugnance des brebis aux nombreuses aspérités qui, hérissant les feuilles de cette espèce, les rendent vulnérantes pour la muqueuse buccale des ovins.

*Brachypodium pinnatum* forme d'abord des clans à travers l'association du Brome puis ses touffes s'étendent, et arrivent à former une association homogène avec *B. erectus*, mais tôt ou tard les hémicryptophytes disparaissent en partie suivis de près par les microchamophytes, tandis que progressent les buissons : ainsi se constitue une véritable bauque que sa phisyonomie apparente à ses sœurs à *Brachypodium phœnicum* et à *Br. ramosum* de Provence et du Languedoc.

Cette consociation à *B. pinnatum* occupe de grandes surfaces sur les pentes ouest et sud de l'Aurouse, elle tapisse tout le flanc est

de Tresaubenc soit qu'elle y constitue des bauques typiques, soit qu'associée aux buissons elle donne la formation que nous décrirons plus loin sous le nom d'Harmas. La consociation à *B. pinnatum* acquiert surtout un grand développement dans les parties humides boisées où elle arrive à supplanter totalement l'association primitive de *B. erectus*. Ce sont surtout les reboissements de Chenevières, de la Poua et de Pré Fontaine qui montrent le tapis le plus complet de *Brachypodium*. On y constate l'allongement en hauteur des Chaméphytes qui n'arrivent plus à fleurir ou ne donnent que quelques fleurs stériles, les derniers survivants sont : *Anthyllis montana*, *Genista pilosa* et *Lavandula vera*.

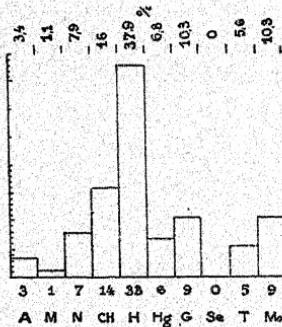
Cette disposition est due en partie à ce que les feuilles du *Brachypodium* forment un feutrage serré et ne se décomposent que lentement. Nous avons ainsi trouvé une épaisseur de 5 centimètres de feuilles tassées par la neige sur le sol sous lequel végétaient étiolés des *H. oelandicum* et des *Coronilla minima*. Lorsque la nouvelle pousse a lieu, le chaume touffu du *Brachypodium* arrive encore à masquer le soleil aux basses plantes qui, étant en général très héliophiles, ne tardent pas à disparaître.

Nous donnons ici un tableau résultant de dix relevés pris dans les stations suivantes : 1<sup>o</sup> Parcille communale B au-dessus de Chenerettes ; 2<sup>o</sup> Chenevières ; 3<sup>o</sup> Sous Pré Fontaine ; 4<sup>o</sup> Forêt de Malmort près d'Agnières ; 5<sup>o</sup> En marge de la Grande Sagne ; 6<sup>o</sup> Centre de la forêt de Boucharac ; 7<sup>o</sup> Bas du bois rond ; 8<sup>o</sup> Hêtraie de Cuculière ; 9<sup>o</sup> En marge de la forêt de Matacharre dans les rochers ; 10<sup>o</sup> La Poua.

Bryophytes			H <i>Carlina acaulis</i> .	5	N <i>Crataegus oxyacantha</i> .	3
Br	<i>Tortula ruralis</i> .	5	Hg <i>Festuca duriuscula</i> .	5	H <i>Trifolium pratense</i> .	3
	<i>Campothecium lutescens</i> .	5	Constantes principales		Ch <i>Coronilla minima</i> .	3
	<i>Dicranum scoparium</i> .	5	Ch <i>Genista pilosa</i> .	4	H <i>Knautia arvensis</i> .	3
	<i>Abietella abietina</i> .	4	Accessoires principales		G <i>Vicia augustifolia</i> .	3
	<i>Tortella tortuosa</i> .	3	H <i>Carlina acanthifolia</i> .	4	H <i>Euphorbia Cyparissias</i> .	3
	<i>Bryum pallescens</i> .	3	H <i>Trifolium repens</i> .	4	Ch <i>Plantago Cynops</i> .	3
	<i>Brachythecium salebrosum</i> .	2	Ch <i>Lavandula vera</i> .	4	H <i>Lotus corniculatus</i> .	3
	<i>Homalothecium sericeum</i> .	2	H <i>Teucrium Chamaedrys</i> .	4	H <i>Galium Mollugo</i> .	3
	<i>H. Philippeanum</i> .	2	Hg <i>Bromus erectus</i> .	4	H <i>Hieracium murorum</i> .	3
Constantes + — Caractéristiques			Ch <i>Thymus serpylum</i> .	4	H <i>Leucanthemum vulgare</i> .	3
Hg	<i>Brachypodium pinnatum</i> .	5	N <i>Cytisus sessiliflorus</i> .	3	H <i>Digitalis lutea</i> .	3
			N <i>Viburnum lantana</i> .	3	G <i>Goodyera repens</i> .	3
					H <i>Vincetoxicum officinale</i> .	3
					H <i>Lotus corniculatus</i> .	3

H	<i>Gallium mollugo.</i>	3	II	<i>Brunella grandiflora.</i>	2	T	<i>Carduus defloratus.</i>	1
H	<i>Hieracium muro-</i> <i>rum.</i>	3	Ch	<i>Veronica officinalis</i>	2	H	<i>Onobrychis supina.</i>	1
H	<i>Leucanthemum vul-</i> <i>gare.</i>	3	A	<i>Fraxinus excelsior.</i>	2	H	<i>Leontodon crispum.</i>	1
H	<i>Digitalis lutea.</i>	3	H	<i>Leucanthemum co-</i> <i>rymbosum.</i>	2	G	<i>Monotropa hypopy-</i> <i>tis.</i>	1
G	<i>Goodiera repens.</i>	3	T	<i>Medicago lupulina.</i>	2	Ch	<i>Teucrium monta-</i> <i>num.</i>	1
H	<i>Achillea millefo-</i> <i>lium.</i>	3	H	<i>Salvia pratensis.</i>	2	G	<i>Campanula Trache-</i> <i>lium.</i>	1
H	<i>Hieracium bifidum</i>	3	H	<i>Lathyrus pratensis.</i>	2	H	<i>Gentiana verna.</i>	1
	Accessoires		H	<i>Catananche caerulea.</i>	2	N	<i>Nepeta nepetella.</i>	1
H	<i>Ononis spinosa.</i>	2	H	<i>Anthyllis Dillenii.</i>	2	T	<i>Erysimum helbeti-</i> <i>cum.</i>	1
H	<i>Onobrychis sativa.</i>	2	H	<i>Ononis natrix.</i>	2	H	<i>Calamintha nepeto-</i> <i>ides.</i>	1
Ch	<i>Helleborus foetidus.</i>	2	H	<i>Poterium dactiocar-</i> <i>pum.</i>	2	T	<i>Arenaria serpylli-</i> <i>folia.</i>	1
Ch	<i>Helianthemum CE-</i> <i>landicum.</i>	2	G	<i>Pyrola secunda.</i>	2	Hg	<i>Melica ciliata.</i>	1
Ch	<i>Globularia cordi-</i> <i>folia.</i>	2	H	<i>Hieracium pilosella</i>	2	G	<i>Coupolopulus ar-</i> <i>vensis.</i>	1
Hg	<i>Dactylis glomerata.</i>	2	Ch	<i>Hippocrepis comosa</i>	2	Ch	<i>Thymus vulgaris.</i>	1
Hg	<i>Carex Halleriana.</i>	2				Ch	<i>Potentilla verna.</i>	1
G	<i>Euphorbia dulcis.</i>	2						
G	<i>Orobis vernus.</i>	2						
H	<i>Galium silvestre.</i>	2						

*Spectre biologique.* — Le spectre biologique de la Consociation à *Brachypodium pinnatum* comprend donc 3, A ; 1, M ; 7, N ; 14, Ch ;



33, H ; 6, Hg ; 9, G ; 5, T ; 9, Br, que nous représentons dans le graphique ci-joint.

Ce spectre nous révèle une formation très voisine de celle que nous avons étudiée avec l'association à *Bromus erectus*, cependant il est à noter l'augmentation relative des Chaméphytes par rapport aux hémicryptophytes et aux Graminoïdes dont le nombre relatif et le nombre absolu d'espèces diminue sous la dominance du *Brachypodium pinnatum* qui crée une strate de chaumes au-dessus du niveau des Graminées voisines et entrave leur végétation.

La consociation à *B. pinnatum* revêt au plus haut degré, dans

le Dévoluy, la physionomie de la bauque : elle est, dans la région montagneuse, l'équivalent de la bauque à *B. phœnicium* de la basse Provence.

*Consociaion à Arrhenatherum elatius.* — Nous avons rencontré *A. elatius* comme espèce accessoire dans l'association de *B. erectus*, mais il se trouve encore comme espèce dominante dans de nombreuses prairies arrosables et fauchables, enfin la culture de cette Graminée pour la récolte de ses graines est l'une des plus répandues dans le Dévoluy, mais il est fort rare que l'on y sème des graines sélectionnées, ou pour dire encore plus vrai, plusieurs propriétaires nous ont déclaré que ce mode de culture existait bien dans le pays mais qu'en pratique eux-mêmes réensemblaient leurs champs avec leur propre récolte ou *fenasse*.

Les terres à *Fenasses* sont les terres argilo-calcaires de la mollasse ou des houes glaciaires, moins souvent celles du Crétacé supérieur ; après labour et hersage, la terre est ensemencée de Sainfoin ou de Luzerne et de fenasse mélangés. Cette dernière atteint de 75 centimètres à un mètre dès la fin juin, et à peine mûre est fauchée, la faux passe à 0, 20 du sol environ, respecte la légumineuse associée qui fournira à la fin de l'été une coupe de fourrage, cette faux abat non seulement l'*Arrhenatherum* mais encore les Graminées élevées telles que *B. erectus*, *Dactylis glomerata*, *Festuca fallax* et *F. heterophylla* dont l'ensemble constitue la *fenasse* ; celle-ci est mise en javelles qui achèvent de mûrir tout en conservant leur grain qui, s'il eût été fauché mûr, se fût détaché et eût été perdu. Ces javelles alors liées en petites gerbes, ou *garbillons* sont entassées en meules serrées encerclées de liens de paille très caractéristiques ; et ce n'est qu'après avoir engrangé les blés et les seigles que l'on rentre et bat les fenasses. On conçoit donc qu'à la semaille, en même temps que l'*Arrhenatherum* seront encore semées les Graminées compagnes qui font toutes partie de l'association du *B. erectus*.

Après deux ou trois années de fauchage, l'arrénathéraie s'épuise n'ayant pu se resserrer sur place puisque elle est fauchée avant la chute de ses propres graines, elle se raréfie au profit des autres Graminées qui émigrées des bauques voisines remplacent les éléments disparus, fenasse, Luzerne et Sainfoin, l'association du *B. erectus* envahit ainsi le champ et y persiste. Lorsque l'arrosage peut inter-

venir c'est alors au profit de la fenasse, plus mésophylle que le brome, qu'elle agit et l'on voit persister l'arrhéna-théraie, ainsi que l'on peut le constater dans la prairie de la Montagne qui reçoit les eaux de la

A	B	C
<i>Bromus erectus.</i>	5	<i>Arrhenatherum elatius.</i> 5
<i>Anthyllis Dillenii.</i>	5	<i>Dactylis glomerata.</i> 5
<i>Lotus corniculatus.</i>	4	<i>Bromus erectus.</i> 5
<i>Koeleria vallesiae.</i>	4	<i>Poa pratensis.</i> 5
<i>Festuca duriuscula.</i>	3	<i>Festuca duriuscula.</i> 4
<i>Thymus serpyllum.</i>	2	<i>Salvia pratensis.</i> 4
<i>Hippocrepis comosa.</i>	2	<i>Colchicum autumnale.</i> 4
<i>Trifolium montanum.</i>	2	<i>Knautia arvensis.</i> 4
<i>Leucanthemum vulgare.</i>	2	<i>Galium verum.</i> 4
<i>Knautia arvensis.</i>	2	<i>Campanula rhomboidalis.</i> 4
<i>Cirsium acaule.</i>	2	<i>Lotus corniculatus.</i> 4
<i>Trifolium pratense.</i>	5	<i>Bunium bulbocastanum</i> 4
<i>Polygala calcarea.</i>	5	<i>Achillea millefolium.</i> 4
<i>Hieracium Auricula.</i>	4	<i>Agrostis alba.</i> 4
<i>Briza media.</i>	3	<i>Taraxacum officinale.</i> 4
<i>Vicia tenuifolia.</i>	3	<i>Medicago falcata.</i> 4
<i>Anthoxanthum odoratum.</i>	3	<i>Leucanthemum vulgare.</i> 4
<i>Hieracium pilosella.</i>	1	<i>Anthoxanthum odoratum.</i> 3
<i>Achillea millefolium.</i>	1	<i>Festuca rubra.</i> 3
<i>Plantago media.</i>	1	<i>Narcissus poeticus.</i> 3
<i>Coronilla minima.</i>	1	<i>Medicago lupulina.</i> 3
<i>Galium silvestre.</i>	1	<i>Crocus versicolor.</i> 3
<i>Onobrychis sativa.</i>	1	<i>Galium mollugo.</i> 3
<i>Agrostis alba.</i>	1	<i>Centaurea jacea.</i> 3
<i>Colchicum autumnale.</i>	1	<i>Carum Carvi.</i> 3
<i>Gentiana verna.</i>	1	<i>Thlaspi aliaicea.</i> 3
<i>Tortula ruralis.</i>	3	<i>Ononis campestris.</i> 3
<i>Phascum acaulon.</i>	3	<i>Centaurea scabiosa.</i> 3
<i>Camptothecium lutescens.</i>	2	<i>Coronilla varia.</i> 3
<i>Cetraria Islandica.</i>	1	<i>Trifolium pratense.</i> 3
<i>Cladonia rangiferina.</i>	1	<i>Vicia septem.</i> 3
		<i>Daucus Carota.</i> 3
		<i>Tragopogon pratense.</i> 3
		<i>Poa bulbosa.</i> 3
		<i>Mrysotis alpestris.</i> 2
		<i>Viola calcarata.</i> 2
		<i>Gentiana verna.</i> 2
		<i>Leonodon crispus.</i> 2
		<i>Cirsium acaule.</i> 2
		<i>Galium boreale.</i> 2
		<i>Scabiosa succisa.</i> 2
		<i>Hippocrepis comosa.</i> 2
		<i>Gentiana cruciata.</i> 1
		<i>Alecterolophus major.</i> 1
		<i>Viola lutea.</i> 1
		<i>Briza media.</i> 1
		<i>Festuca fenis.</i> 1
		<i>Agropyrum repens.</i> 1
		<i>Brachythecium salebrosum.</i> +
		<i>Homalothecium sericeum.</i> +
		<i>Tortula tortuosa.</i> +

fontaine, dans la prairie en marge de la route de Gap devant la chapelle de Sainte-Philomène, et dans les prairies d'Agnières et de Saint-Disdier.

Nous ne saurions mieux illustrer cette évolution des arrhéna-

théraies qu'en donnant côté à côté les statistiques suivantes qui proviennent : A, de la partie haute non pâturée d'une vieille fenasse de Saint-Etienne ; B, de la partie basse de la même qui est livrée au pacage des bovins (flancs des Brèches de Saint-Etienne, le long de la route du Villard de l'Enclus) ; C, relevé de quatre prairies mésophylles.

Nous ne croirions pas avoir terminé l'étude des groupements à *A. elatius* si nous ne signalions pas les parties de talus en contre pente des arrhénathéraies cultivées et où, parmi les divers groupements xérophiles, la fenasse se maintient et domine, tels les talus herbeux des Sauvas : 1<sup>o</sup> vers la casse de Costebelle ; 2<sup>o</sup> en marge de la Grande prairie, où dans une association à *Festuca duriuscula* se maintient en dominante *A. elatius* ou encore à la Condamine (Vanoise) où cette Graminée domine parmi une association à *Festuca duriuscula* qui envahit des pierriers dont la flore forme les espèces accessoires de la liste ci-dessous ; cette dernière formation très hétérogène se montre avec persistance sur la bande de bas éboulis qui, elle-même surmontée de vieilles fenasses, borde Labeoux depuis la Cluse jusqu'à Brunsel durant près de 3 kilomètres. C'est là une formation ouverte ne recouvrant que 30 % d'un sol dont les cailloux forment 40 %.

<i>Arrhenatherum elatius.</i>	4	<i>Centranthus angustifolius.</i>		<i>Linaria supina.</i>	+
<i>Vincetoxicum officinale.</i>	2	<i>Rumex scutatus.</i>	1	<i>Leontodon crispus.</i>	+
<i>Galtum corrugatum.</i>	2	<i>Pimpinella saxifraga.</i>	1	<i>Melica ciliata.</i>	+
<i>Thymus serpyllum.</i>	2	<i>Lotus corniculatus.</i>	1	<i>Linaria striata.</i>	+
<i>Eryngium Spina-alba.</i>	2	<i>Erysimum helioscopicum.</i>	1	<i>Genista pilosa.</i>	+
<i>Hieracium sticticarpulum.</i>	2	<i>Lavandula vera.</i>	+	<i>Campanula Rapunculus.</i>	+
<i>Festuca duriuscula.</i>	2	<i>Brachypodium pinnum.</i>		<i>Hieracium bifidum.</i>	+
<i>Euphorbia Cyparissias.</i>	2	<i>Sedum acre.</i>	+	<i>Ribes uva-crispa.</i>	+
<i>Sedum anopetalum.</i>	2	<i>Gallium Jordani.</i>	+	<i>Cytisus sessilifolius.</i>	+
<i>Teucrium Chamaedrys.</i>	2	<i>Iberis aurosita.</i>	+	<i>Rosa sepium.</i>	+
<i>Gallium megalocarpum.</i>	1	<i>Teucrium montanum.</i>	+	<i>Cerasus Mahaleb.</i>	+
<i>Asperula cynanchica.</i>	1	<i>Amelanchier vulgaris.</i>	+	<i>Carlina acaulis.</i>	+
<i>Koeleria valesiaca.</i>	1				
<i>Poterium dycytiocarpum.</i>	1				

### PELOUSES A FESTUCA DURIUSCULA

Sur les pentes du mamelon des Rimas qui limite, vers le nord-est, la cuvette des Sauvas, sur la crête des Cuculières, de même que dans tous les vallonnements qui descendent depuis les crêtes jusqu'au fond de la Ribièvre et de la Souloise, là où l'absence de « Clapiers » (*Tas de cailloux provenant de l'épierrage des champs*) montre l'absence

de toute culture antérieure, et où les bancs rocheux sont enfouis peu profondément et parfois affleurent au ras du sol ; là se montre une pelouse rase et maigre en formation ouverte, dans laquelle domine *Festuca duriuscula*. Dans les basses vallées, cette Graminée se présente sous sa variété *curvula* chère au midi ; dans les stations dépassant 1.400 mètres, c'est la var. *glaucia* qui domine de beaucoup.

De nombreux relevés statistiques ont été dressés par nous qui tous ont révélé la plus grande analogie entre la consociation à *Festuca duriuscula* et la consociation à *Bromus erectus* : seule la dominance de *B. erectus* dans l'une et de *F. duriuscula* dans l'autre caractérisent ces deux groupements ; mais la physionomie crée une véritable distinction entre les deux, c'est pourquoi, malgré que les auteurs aient élevé ces deux groupements au rang d'associations, nous ne reconnaissons entre elles que deux consociations très voisines dont celle à *B. erectus* est localisée surtout sur les terres argilo-calcaires profondes et celle à *F. duriuscula* habite les terres argileuses de décalcification peu profondes et pauvres.

Nous donnons ci-dessous le tableau indiquant la constitution de cette consociation avec indication des formes biologiques et des degrés de constance établis d'après trente relevés pris dans les stations suivantes : 1<sup>o</sup> Partie dénudée au flanc des Rimas, en marge du grand éboulis (1.575 m.) ; 2<sup>o</sup> Mamelon entre les deux sources de la Fontaine du vallon ; 3<sup>o</sup> Rimas face sud ; 4<sup>o</sup> Sommet du Mont Chauve face sud-ouest ; 5<sup>o</sup> Eperon de poudingues entre Rif et Sigouste versant ouest ; 6<sup>o</sup> Poudingues Toarciens de la fontaine de Chenerettes ; 7<sup>o</sup> Poudingues Toarciens versant est du Mont Devant Veynes face aux Candillons ; 8<sup>o</sup> Eperon des Sauvas (boues glaciaires) vers le barrage n° 1 ; 9<sup>o</sup> Adrets des Candillons ; 10<sup>o</sup> Les Candillons face est à mi-côte ; 11<sup>o</sup> Partie chauve des Rimas face sud-est ; 12<sup>o</sup> Marge supérieure du bois des Rimas 1.900 mètres ; 13<sup>o</sup> Alpages en mosaïque dans le pierrier en voie de reboisement au-dessus des Rimas à l'est de la Pinée de l'Ongle 1.900 m. ; 14<sup>o</sup> Pâture au-dessus de la Montagne ; 15<sup>o</sup> Les Rimas sous bois de Mélèzes ; 16<sup>o</sup> Lande au nord de la Lavanderaie de Montmaur près de Sainte-Phylomène ; 17<sup>o</sup> Lande derrière le café Lesbros entre la Sigouste et la gare de Montmaur ; 18<sup>o</sup> Sous-reboisement de Pins silvestres (hauts de 5 à 6 m. écartés de 4 m.), aux Candillons ; 19<sup>o</sup> Bois de Pignadoux ;

- 20<sup>e</sup> Au-dessus d'Agnières 1.400 m. ; 21<sup>e</sup> Rive est du torrent du Festre autour d'un bois de Mélèzes ; 22<sup>e</sup> Nord du bois rond 1.540 m. ; 23<sup>e</sup> Le Puy nord-est face à Saint-Etienne en Dévoluy 1.260 m. ; 24<sup>e</sup> Plaine d'Aurouze au-dessus de Sépières ; 25<sup>e</sup> Pâture sur le tronçon d'ancienne route aux étroits de Saint-Etienne 1.260 m. ; 26<sup>e</sup> Grande brèche de Gicon ; 27<sup>e</sup> Lande à Queyras près de Gicon ; 28<sup>e</sup> Col de Gicon entre Souloise et torrent de la Châtre ; 29<sup>e</sup> Lande à 400 m. à l'ouest, sud-ouest du Mas (Saint-Disdier) ; 30<sup>e</sup> Lande au-dessus de la Réserve d'Aurouze.

Bryophytes et Lichens	Hg <i>Festuca heterophylla</i> .	H <i>Trifolium montanum</i> .
Br <i>Tortula ruralis</i> . <i>Campiothecium lutescens</i> .	5 H <i>Hieracium pilosella</i> .	1 H <i>Plantago lanceolata</i> .
<i>Grimmia apocarpa</i> .	5 H <i>Leontodon crispus</i> .	1 H <i>Calamintha Acinos</i> .
<i>Grimmia pubinervis</i> .	3 H <i>Carlina acanthijo-</i>	Ch <i>Fumana procumbens</i> .
<i>Grimmia orbicularis</i> .	3 H <i>Ononis spinosa</i> .	1 Ch <i>Plantago Cynops</i> .
<i>Gymnostomum squarrosum</i> .	2 H <i>Linum salicoides</i> .	1 H <i>Alsinia tenuifolia</i> .
<i>Phascum acaulon</i> .	2 H <i>Alsine perna</i> .	1 H <i>Echinops Ritro</i> .
<i>Grimmia trycho-</i>	1 T <i>Arenaria serpylli-</i>	1 H <i>Astragalus linearis</i> .
<i>phylla</i> .	1 H <i>folia</i> .	2 H <i>Plantago serpen-</i>
<i>Bryum pendulum</i> .	1 H <i>Asperula cynan-</i>	1 H <i>tina</i> .
<i>Pottia lanceolata</i> .	1 Ch <i>chica</i> .	1 H <i>Polygala calcarea</i> .
<i>Weisia viridula</i> .	1 Ch <i>Astragalus semper-</i>	1 H <i>Hieracium pellete-</i>
Li <i>Cladonia rangiferina</i> .	1 H <i>virens</i> .	1 H <i>rianum</i> .
<i>C. endeviae</i>	1 H <i>Taraxacum ery-</i>	1 O <i>Oxytropis montana</i> .
Constantes plus ou moins caractéristiques	1 H <i>thospermum</i> .	1 H <i>Silene paradoxa</i> .
Hg <i>Festuca duriuscula</i> .	5 Se <i>Sedum acre</i> .	1 H <i>Phyteuma orbicu-</i>
H <i>Lotus corniculatus</i> .	5 Se <i>Sempervivum arachnoideum</i> .	1 H <i>lare</i> .
Ch <i>Thymus serpyllum</i> .	5 Ch <i>Helianthemum ap-</i>	1 Ch <i>Helleborus foetidus</i> .
Ch <i>Helianthemum oelandicum</i> .	5 H <i>pennum</i> .	1
Accessoires principales	5 Ch <i>Ononis striata</i> .	Accidentelles
H <i>Anthyllis montana</i> .	5 H <i>Gentiana angustifolia</i> .	H <i>Draba aizoides</i> .
H <i>Anthyllis Dillenii</i> .	4 Ch <i>Eryngium pinnata</i> .	+
Hg <i>Koeleria vallesiaca</i> .	3 H <i>Satureja montana</i> .	H <i>Viola hirta</i> .
Ch <i>Coronilla minima</i> .	3 H <i>Poterium dyctiocarpum</i> .	Ch <i>Helianthemum serpyliolum</i> .
Hg <i>Bromus erectus</i> .	3 M <i>Pinus silvestris</i> .	+
H <i>Cerastium Villarsii</i>	3 Ch <i>Dianthus virginicus</i> .	T <i>Linum catharticum</i> .
H <i>Gallium corrigae-</i>	3 G <i>Allium sphaeroce-</i>	Ch <i>Saponaria ocymoides</i> .
<i>lium</i> .	3 H <i>phalum</i> .	H <i>Gypsophila repens</i> .
N <i>Lavandula vera</i> .	3 Hg <i>Dactylis glomerata</i> .	N <i>Prunus spinosus</i> .
H <i>Vincetoxicum offi-</i>	3 Hg <i>Koeleria alpina</i> .	H <i>Plantago montana</i> .
<i>cinale</i> .	3 T <i>Euphrasia Salis-</i>	H <i>Trifolium fragife-</i>
T <i>Medicago lupulina</i> .	3 burgensis.	rum.
H <i>Teucrium chame-</i>	3 Ch <i>Dianthus silvestris</i> .	N <i>Cytisus sessilifolius</i> .
<i>drys</i> .	3 H <i>Scabiosa Columba-</i>	H <i>Trifolium Thalii</i> .
H <i>Ononis cenisiae</i> .	3 N <i>eria</i> .	H <i>Onoclea</i> .
M <i>Juniperus communis</i> .	3 N <i>Berberis spinosa</i> .	H <i>Onobrychis sativa</i> .
Accessoires	3 H <i>Cirsium acaule</i> .	H <i>Ligusticum feru-</i>
Ch <i>Genista pilosa</i> .	3 H <i>Hieracium bifidum</i> .	laceum.
Hg <i>Brachypodium pin-</i>	2 H <i>Plantago media</i> .	T <i>Polygonum hetero-</i>
<i>natum</i> .	2 H <i>Poa alpina</i> .	phylla.
H <i>Hippocratea comosa</i> .	2 H <i>Avena montana</i> .	H <i>Eryngium campe-</i>
H <i>Trinia glauca</i> .	2 Se <i>Sedum album</i> .	tre.
Ch <i>Potentilla verna</i> .	2 G <i>Pedicularis gyro-</i>	N <i>Ligustrum euro-</i>
	flexa.	peum.
	1	H <i>Laserpitium galli-</i>
		cum.
		H <i>Daucus Carota</i> .
		T <i>Carum carvi</i> .
		H <i>Phyteuma orbicu-</i>
		lare.
		H <i>Campanula rotundifolia</i> .
		+

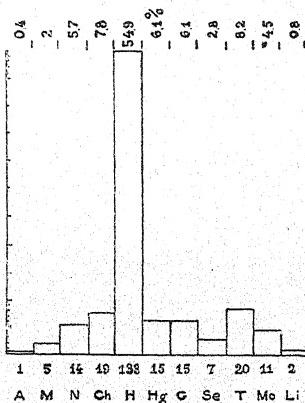
Ch	<i>Thymus vulgaris.</i>	+	N	<i>Amelanchier vulgaris.</i>	T	<i>Arabis Auricula.</i>
H	<i>Knautia arvensis.</i>	+	H	<i>Hieracium delphinense</i>	H	<i>Achillea setacea.</i>
H	<i>Hieracium trachsel-</i>		N	<i>Rosa micrantha.</i>	T	<i>Linum catharticum.</i>
	<i>itanum.</i>		H	<i>Fragaria vesca.</i>	H	<i>Astragalus depressus.</i>
H	<i>Hieracium cineras-</i>		H	<i>Veronica officinalis.</i>	Se	<i>Sedum sexangulare.</i>
	<i>cens.</i>		H	<i>Hieracium staticaefolia</i>	H	<i>Alpine rostrata.</i>
H	<i>Hieracium murorum.</i>		T	<i>Iberis aurosica.</i>	H	<i>Paedanum Cervaria.</i>
H	<i>Hieracium villosum.</i>		H	<i>Viola arenaria.</i>	H	<i>Avena pratensis.</i>
H	<i>Achillea millefolium.</i>		H	<i>Trifolium medium.</i>	N	<i>Daphne alpina.</i>
H	<i>Inula montana.</i>		G	<i>Ranunculus Segnieri.</i>	T	<i>Saxifraga Tridactylites</i>
H	<i>Crepis heteracoides.</i>		T	<i>Biscutella nana.</i>	G	<i>Allium fallax.</i>
N	<i>Viburnum Lantana.</i>		Hg	<i>Poa distichophylla.</i>	H	<i>Silene Otites.</i>
N	<i>Lonicera xylosteum.</i>		H	<i>Crepis pygmaea.</i>	H	<i>Trifolium aureum.</i>
H	<i>Gregoria vitaliana.</i>		H	<i>Solidago Virga-aurea.</i>	H	<i>Carlina gummifer.</i>
H	<i>Gentiana cruciata.</i>		T	<i>Dracocephalum Ruyt-</i>	H	<i>Hieracium taraxacifo-</i>
H	<i>Rumex scutatus.</i>			<i>schianum.</i>		<i>rium.</i>
M	<i>Quercus pubescens.</i>		H	<i>Alyssum montanum.</i>	N	<i>Arctostaphylos Uva-ursi</i>
Se	<i>Sedum dasypphyllum.</i>		G	<i>Campanula Allionii.</i>	H	<i>Calamintha alpina.</i>
H	<i>Onobrychis supina.</i>		T	<i>Dianthus proliferus.</i>	Hg	<i>Festuca rubra.</i>
H	<i>Echinops sphaerocepha-</i>		H	<i>Brunella grandiflora.</i>	H	<i>Veronica spicata.</i>
	<i>lus.</i>		H	<i>Silene alpina.</i>	H	<i>Gallium megalocarpum.</i>
H	<i>Lactuca perennis.</i>		H	<i>Hieracium praealtum.</i>	T	<i>Xeranthemum inappre-</i>
H	<i>Erysimum helveticum.</i>	-	H	<i>Viola sylvatica.</i>		<i>tum.</i>
G	<i>Convolvulus arvensis.</i>		H	<i>Astragalus monspes-</i>	H	<i>Convolvulus arvensis.</i>
G	<i>Thalictrum foetidum.</i>			<i>sulanus.</i>	T	<i>Veronica arvensis.</i>
N	<i>Genista cinerea.</i>		Ch	<i>Teucrium aureum.</i>	H	<i>Erodium cicutarium.</i>
Se	<i>Saxifraga Aizoon.</i>		N	<i>Rosa sepium.</i>	T	<i>Serrajalcus mollis.</i>
H	<i>Plantago argentea.</i>		M	<i>Salix purpurea.</i>	H	<i>Vicia tenuifolia.</i>
Ch	<i>Artemisia chamæmelii-</i>		H	<i>Hieracium Auricula.</i>	H	<i>Trifolium repens.</i>
	<i>folia.</i>		H	<i>Gentiana verna.</i>	H	<i>Trifolium campestre.</i>
H	<i>Alsine montana.</i>		H	<i>Salvia pratensis.</i>	T2	<i>Iberis pinnata.</i>
H	<i>Dianthus monspessulu-</i>		H	<i>Viola odorata.</i>	G	<i>Orobanche epithymum.</i>
	<i>lanus.</i>		H	<i>Galium Gerardi.</i>	H	<i>Nepeta nepetella.</i>
H	<i>Onosma echooides.</i>		Hg	<i>Anthoxanthum odoratum.</i>	T	<i>Crepis pulchra.</i>
H	<i>Ononis Natrix.</i>		Hg	<i>Sesleria caerulea.</i>	H	<i>Bupleurum junceum.</i>
H	<i>Andropogon Ischaëum.</i>		H	<i>Campanula rhomboidalis.</i>	T2	<i>Arabis hirsuta.</i>
Hg	<i>Melica ciliata.</i>		H	<i>Ranunculus geraniifolius.</i>	Ch	<i>Helianthemum ovalifolium.</i>
T	<i>Carlina vulgaris.</i>		H	<i>Myosotis alpestris.</i>	H	<i>Trifolium ochroleucum.</i>
H	<i>Tragopogon porrifolius.</i>		G	<i>Narcissus poeticus.</i>	H	<i>Polygala vulgaris.</i>
M	<i>Cerasus Mahaleb.</i>		H	<i>Gentiana lutea.</i>	G	<i>Ranunculus bulbosus.</i>
M	<i>Acer monspessulanus.</i>		G	<i>Colchicum autumnale.</i>	T	<i>Micropus erectus.</i>
H	<i>Hypericum perforatum</i>		H	<i>Hieracium fragila.</i>	H	<i>Leucanthemum vulgare</i>
H	<i>Hieracium andryaloides.</i>		H	<i>Polygala alpestris.</i>	Ch	<i>Dianthus silvestris.</i>
G	<i>Asplenium Ruta-mura-</i>		G	<i>Botrychium lunaria.</i>	Tg	<i>Briza media.</i>
H	<i>ria.</i>		G	<i>Ranunculus bulbosus.</i>	Hg	<i>Poa compressa.</i>
	<i>Astragalus austriaca.</i>		H	<i>Silene inflata.</i>	H	<i>Litaria supina.</i>
						<i>Brunella alba.</i>

*Spectre biologique.* — Le spectre biologique établi d'après le tableau ci-dessus et que nous donnons ci-contre, montre que dans la consociation à *Festuca duriuscula*, comme dans celle à *Bromus erectus*, les Phanérophytes ne jouent qu'un rôle accessoire, ils représentent les pionniers de groupements arbustifs ou forestiers qui suivent ces groupements herbacés dans la succession d'associations.

Les deux spectres sont d'ailleurs fort voisins l'un de l'autre comme le montre le tableau suivant où la lettre B indique la consociation à *B. erectus* et la lettre F, la consociation à *F. duriuscula*; notons cependant une réduction relativement forte du pourcentage des Géophytes, des Succulentes et des Bryophytes, indice d'une plus grande xérophilie.

	B	F
M	5,20	8,10
Ch	8, 8	7, 6
H	49, 6	54, 9
Hg	8, 4	6, 1
G	10, 4	6, 1
Se	5	2, 8
T	7, 2	8, 2
Br	7, 6	4, 5
Li	1, 2	0, 8

Les deux associations se montrent donc très voisines l'une de l'autre au point de vue floristique, et nous étendrons volontiers à l'association à *Festuca* cette observation de LIOU CHEN NGO que



« la dominance de *B. erectus* détermine pratiquement la délimitation du *Brometum* ». Quoi de plus normal en effet puisque nous prenons cette dominance elle-même comme critérium d'individualisation c'est-à-dire « de caractérisation et de délimitation » et que c'est sa constance seule qui nous permet de reconnaître nos associations, au milieu de formations phisyonomiquement semblables ou du moins très voisines.

Au point de vue phisyonomique les deux consociations sont d'ailleurs différentes : car jamais l'association à *F. duriuscula* ne revêt l'aspect de bauque et les pelouses qu'elle constitue sont plus rares que celles que forme le Brome, jamais elles ne prennent la forme de prés fauchables ; enfin un dernier élément va nous permettre de bien caractériser la consociation à *F. duriuscula*, c'est son évolution, sa place dans la succession.

**ORIGINES ET ÉVOLUTION  
DES PELOUSES A FESTUCA DURIUSCULA**

Dans le lit des torrents (*Buech vers la moraine de Montmaur et Labeoux dans les îlots*) on constate la présence d'une pelouse à *F. duriuscula* typique qui s'est installée sur le terrain laissé libre par le retrait des eaux. Il est alors aisé d'observer une zone de pionniers absolument semblable à celle qui donne naissance à la consociation du *B. erectus* : seule y manque cette dernière Graminée.

Sur les éboulis dénudés descendus le long des flancs de l'Aurouze, de même que sur les talus peu stables des terrains glaciaires, on voit la consociation à *F. duriuscula* s'établir à côté des pionniers d'éboulis, ce sont d'abord les Chaméphytes (*Helianthemum elatinicum*, *Lotus corniculatus*, *Anthyllis montana* et *Thymus serpyllum*) ce dernier appartenant aux deux groupements des pelouses à Fétuques et des éboulis ; ces végétaux, ornant le sol dénudé de leurs taches vertes, donnent par leurs racines et leurs rameaux rampants la première réaction de fixation du sol sur lequel poussent ensuite *F. duriuscula*, *Kaeleria vallesiaca*, puis peu à peu la suite des espèces de l'association. Cette émigration se fait depuis les bords de l'éboulement vers son centre et prend un aspect très caractéristique par places, l'on y voit sur la lèvre de l'éboulement une bande de pelouse typique à *F. duriuscula* souvent déjà envahie des premiers buissons, puis une zone mixte, parfois en mosaïque, de la même pelouse et de plantes des éboulis, enfin le centre de l'éboulement dénudé et encore cruenté par les derniers glissements.

La consociation à *F. duriuscula* se montre aussi sur les terrains de parcours des troupeaux à travers les bauques et les pâtures à *B. erectus* et tout se passe là comme si le pâturage intensif et le piétinement y étaient la cause principale de destruction du Brome ; nous avons surtout observé ce fait dans tous les trajets qui de la vallée conduisent vers les alpages, du Ferrand, de Lopet, de Samaroux, mais encore dans la Provence méridionale, par exemple sur le trajet qui du village d'Allauch près de Marseille conduit au col des Escaoupre, aux environs de Callas vers le sanatorium départemental là où des portions de garrigue sont surpâturées par les troupeaux de moutons d'Algérie débarqués à Marseille et transhumant vers les Alpes ; dans ces lieux, la pelouse à *F. duriuscula* présente la

même physionomie et une composition bien analogue à celle du Dévoluy, toute réserve faite pour certaines espèces méridionales qui, comme pour l'association à *B. erectus*, caractérisent un type qui se retrouve dans la plaine de Montmaur, à l'exclusion des autres parties du Dévoluy.

Relevés de cinq stations de *Festucetum* plus méridionales :  
*a)* au plan d'Aups à 700 mètres sur la chaîne de la Sainte-Baume ;  
*b)* sur les pentes sud du Pic de Bretagne (même chaîne 600 mètres) ;  
*c)* au chemin des Escaoupré, chemin du Taoumé (Allauch) ; *d)* sur la route de Septomes à Calas, garrigue dénudée du Sanatorium des Bouches-du-Rhône ; *e)* Col de Bonnieux sur le Luberon vers 700 mètres d'altitude.

Caractéristiques	H	Poterium	dyctiocar-	T	Crucianella	angus-
Hg <i>Festuca duriuscula</i> .	5	<i>pum.</i>	3	Ch	<i>angustifolia.</i>	1
Hg <i>Koeleria celatae</i> .	5	<i>Poterium murica-</i>	2	H	<i>Cerasium arvense.</i>	1
Ch <i>Fumana procum-</i>	5	<i>tum.</i>	2	H	<i>Onobrychis supina.</i>	1
Ch <i>Helianthemum</i>		<i>Teucrium monta-</i>	2	T	<i>Armeria serpillofor-</i>	
<i>ælandicum.</i>	5	<i>num.</i>	2		<i>nia.</i>	1
Hg <i>Carex Halleri.</i>	4	<i>Hg Bromus</i>	2	H	<i>Polygala calcarea.</i>	1
Ch <i>Argyrolobium lin-</i>		<i>erectus.</i>	2	H	<i>Gallium corrudæfo-</i>	
<i>neanum.</i>	4	<i>Ch Dianthus</i>	2		<i>rium.</i>	1
H <i>Asperula cynanchi-</i>		<i>virginicus.</i>	1	Ch	<i>Potentilla verna.</i>	1
<i>ca.</i>	4	<i>H Hippocrate</i>	1	T	<i>Trifolium campes-</i>	
Ch <i>Fumana Spachii.</i>	3	<i>sa.</i>	1		<i>tre.</i>	1
H <i>Aphyllantes mons-</i>		Accessoires		T	<i>Medicago minima.</i>	1
<i>pelliensis.</i>	3	T2 <i>Erysimum helveti-</i>	2	T	<i>Trifolium stellatum</i>	1
H <i>Anthyllis Dilennii.</i>	3	<i>cum.</i>	2	Hg	<i>Phleum nodosum.</i>	1
Hg <i>Avena australis.</i>	3	G <i>Muscari neglectum.</i>	2	H	<i>Carlina vulgaris.</i>	1
Ch <i>Helianthemum po-</i>		G <i>Asphodelus cerasi-</i>	2	Ch	<i>Stellina dubia.</i>	1
<i>lifolium.</i>	2	<i>jer.</i>	2	T	<i>Crepina vulgaris.</i>	1
Ch <i>Coronilla minima.</i>	2	H <i>Echinops Ritro.</i>	2	T	<i>Scleropodium rigidum.</i>	1
Constantes		Ch <i>Thymus serpyllum.</i>	2	H	<i>Inula montana.</i>	1
H <i>Hieracium pilosella</i>	5	H <i>Scabiosa columba-</i>	2		Accidentelles	
Ch <i>Thymus vulgaris.</i>	4	<i>ria.</i>	2	Ch	<i>Arenaria tetraque-</i>	
H <i>Linum salsoïdes.</i>	3	H <i>Ononis spinosa.</i>	2		<i>tra.</i>	1
H <i>Lotus corniculatus.</i>	3	H <i>Euphorbia cyparissias.</i>	2	G	<i>Cephalanthera ensi-</i>	
Ch <i>Lavandula Spica.</i>	3	Ch <i>Helianthemum vul-</i>	2	<i>jolia.</i>	1	
Hg <i>Brachypodium pin-</i>		<i>gare.</i>	2	Hg	<i>Stipa pinnata.</i>	1
<i>natum pheni-</i>	3	Ch <i>Satureja montana.</i>	2	Hg	<i>Deschampsia flexuosa.</i>	1
<i>ceum.</i>	3	Ch <i>Ononis minutissi-</i>	2	H	<i>Astragalus incanus.</i>	1
H <i>Centaura pannicu-</i>		<i>ma.</i>	2	G	<i>Carduncellus mons-</i>	
<i>lata Harril.</i>	3	Ch <i>Helychrisum Stoe-</i>	2	<i>pessulanus.</i>	1	
H <i>Eryngium campe-</i>		<i>chas.</i>	2	H	<i>Geum sylvaticum.</i>	1
<i>stre.</i>	3	L <i>Cladonia rangife-</i>	2	G	<i>Crocus versicolor.</i>	1
Hg <i>Poa bulbosa.</i>	3	<i>rina.</i>	2	T	<i>Ononis reclinata.</i>	1
Se <i>Sedum campestre.</i>	3	L <i>Cladonia endiviae-</i>	2	G	<i>Daucus Carota.</i>	1
Ch <i>Lavandula vera.</i>	2	<i>jolia.</i>	2	T2	<i>Arabis firsuta.</i>	1
M <i>Campothecium qu-</i>		H <i>Hieracium bijidum</i>	1	H	<i>Ononis Natrix.</i>	1
<i>reum.</i>	2	G <i>Orchis purpurea.</i>	1	H	<i>Linum perenne.</i>	1
Accessoires principales		H <i>Seseli montanum.</i>	1	Ch	<i>Coris monspeliens-</i>	
Ch <i>Teucrium aureum.</i>	5	Ch <i>Potentilla hirta.</i>	1	<i>sis.</i>	1	
				H	<i>Gallium parisiense</i>	1

Le spectre biologique comprend pour cent 29,41 de Chamaephytes, 1,17 de Succulentes, 31,76 d'Hémicryptophytes, 11,76 de

Graminoïdes, 14,11 de Thérophytes, 2,34 de Lichens et 1,17 de Mousses.

Ce que nous traçons dans le tableau ci-dessus.

### CONSOCIATION A AGROSTIS ALBA

Sur le plateau de la Grande Sagne d'Agnières, entre cette sagne et la mare ronde, se trouve une petite pâture longue de 50 mètres, large de 15, où le sol est recouvert d'un tapis d'*Agrostis alba* presque pur ; de semblables stations se retrouvent sur le même plateau entre le bois la Baume et Rioupes, nous en avons relevé sur le versant sud de la Grésière de Gicon, dans le vallon du Mas, mais jamais ces stations n'atteignent une superficie suffisante pour permettre un relevé statistique sérieux car elles constituent des taches disjointes parmi les bauques et non une formation continue, nous avons cependant relevé la liste des plantes de ces petites stations sans données numériques et nous comparons cette liste à celle de l'association à *Agrostis alba* des montagnes d'Allevard dans l'Isère où nous l'avons trouvée très étendue et très fréquente : elle forme, dans cette région, le premier stade phanérogamique dans la série des talus dénudés et éboulis argileux. Cependant nous serions très incomplet si nous ne mentionnions pas ici des bandes parallèles au courant qui se montrent dans le lit du Buech et qui tapissent d'*Agrostis alba* ces parties récemment ravinées par le torrent et où s'est déposé un limon très sableux, de même que des bandes analogues qui se montrent le long des sentiers à travers les pelouses à *Nardus stricta*. L'absence de coefficient de fréquence ne nous empêche en rien de grouper nos relevés et de trouver ainsi un coefficient de constance qui joint à la notion de dominance constante de l'*Agrostis* nous donnera la composition de la Consociation à *A. alba* du Dévoluy qui est la suivante :

Hg <i>Agrostis alba.</i>	5	H <i>Plantago serpen-</i>	3	Ch <i>Saponaria ocymoi-</i>	2
H <i>Hieracium pilosella</i>	4	Hg <i>Deschampsia fle-</i>	3	H <i>Silene dioica.</i>	1
Ch <i>Hypericum perfora-</i>		xuosa.	3	Br <i>Polytrichum junii-</i>	
<i>tum.</i>	4	H <i>Hieracium præal-</i>	2	<i>perinum.</i>	3
H <i>Lotus corniculatus.</i>	4	<i>tum.</i>	2	Br <i>Tortula ruralis.</i>	3
Ch <i>Gypsophila repens</i>	3	H <i>Leontodon crispus.</i>	2		

Tandis que, dans les Alpes siliceuses, l'*Agrostidaie* est progres-

sivement envahie par l'association à *Deschampsia flexuosa*, c'est le *Bromus erectus* et son association qui envahit les bords de toutes les stations d'*A. alba* que nous avons pu observer en Dévoluy sauf cependant dans le pré rond qui domine le bois des Bancs à Saint-Disdier où nous avons observé une zone d'écotonie très nette où les deux associations à *A. alba* et à *D. flexuosa* s'imbriquent avec celle à *Nardus stricta* et forment un groupement mixte en tout semblable à de nombreuses stations qu'il est donné d'observer, soit dans le massif de Belledonne, soit en Oisans.

Si nous envisageons la position occupée par les lambeaux d'agrostidaie sur les talus en marge des pacages ou encore sur le bord des ravins, et si nous remarquons encore que ces lambeaux forment, dans leur ensemble, des alignements, nous sommes appelés à supposer avec vraisemblance qu'autrefois ces lambeaux se trouvaient réunis en stations étendues sur des surfaces non boisées, et qu'elles ont disparu en partie par suite de modifications de leur habitat ; d'autre part nous remarquerons que, dans les Alpes tout au moins, l'agrostidaie est une formation de clairières parmi les sapinières ou les aulnaies et nous serons incités à voir, dans les fragments d'agrostidaies du Dévoluy, un témoignage laissé par les forêts qui autrefois tapissaient les flancs des montagnes de ce pays.

Notons enfin que l'*A. alba* se trouve dispersé parmi les diverses formations herbeuses de cette région.

#### LANDES LAVANDERAIES (Badassière)

Entre l'embouchure du Labeoux et celle du Rif de Lauzon, dans le Buech, on voit nettement les graviers du lit porter quelques rares *Salix incanna*, et la flore des graviers de torrents étudiée ci-devant, passer à une lande qui s'étend jusqu'au pied des anciennes moraines glaciaires. Cette lande est limitée par les cultures de la plaine de Montmaur d'une part, par l'association à *Salix incana*, d'autre part, elle est constituée par un tapis d'herbes que domine la *Lavandula vera*, laquelle en ce point recouvre 80 % du sol, elle présente donc le degré de dominance 4. Les autres éléments de la communauté sont ceux que nous retrouvons dans les friches et les

pâturages qui recouvrent une grande partie du Dévoluy et que nous avons qualifiés de pelouses à *F. duriuscula*; la Lavande, par sa taille qui dépasse 50 centimètres, se classe dans ces stations au rang des Nanophanérophytes de RAUNKIERT et forme une strate bien spéciale de buissons nains; dans cette strate, sa dominance est très nette et caractérise à elle seule la consociation à *Lavandula vera*.

Considérant que ce groupement présente trois strates : Nanophanérophytes, Chaméphytes - Hemicryptophytes, et Lichenobryophytes, chacune présentant des dominantes constantes, nous classerons cette association comme *Consociation à Lavandula vera, Festuca duriuscula*.

Or, il existe en Dévoluy et dans tout le midi une autre formation qui, au même titre que la première, peut recevoir le nom de *Lande lavanderaie calcaire*, c'est celle dont le groupement herbacé est dominé par le *B. erectus*, de même une autre formation est dominée dans sa strate herbacée par *Brachypodium pinnatum* et mérite encore de recevoir la même appellation physionomique.

Nous pourrons résumer ces faits en disant que *Lavandula vera* peut dominer en consociation avec toutes les consociations qui se groupent autour de celles à *B. erectus* et à *F. duriuscula*, nous ne pouvons cependant parler d'une véritable association à *Lavandula vera*, car nous retrouvons cette espèce comme dominante dans des groupements bien différents, par exemple dans les landes à *Corynephorus canescens* de Vaucluse, et dans les bauques à *Brachypodium ramosum* et *Phlomis lychnitis* du midi; d'autre part, nous retrouvons les associations à *B. erectus* et à *F. duriuscula* dominées par *Lavandula Spica* formant des landes lavanderaies en tout semblables aux premières lorsque nous descendons en latitude ou en altitude, ne pouvant sans artifice réunir tous ces groupements, nous les signalons seulement comme consociations; à ce titre elles nous paraissent nettement individualisées, et nous donnons ci-dessous le tableau de deux d'entre elles, à gauche la consociation à *B. erectus*, à droite la consociation à *F. duriuscula*, les relevés de la première ont été faits dans les lavanderaies des régions suivantes : a) Entre Brusel et le Rif de Rabioux, plateau à l'altitude de 1.340 m.; b) Flancs est du pic Chauve et des Minches, 1.270 m.; c) Pentes sud-est des Minches; d) Marge de la hêtraie de Saint-Disdier en Dévoluy, 1.060 m.; e) Pentes à l'est de la ferme de Cerise, 1.100 m. Les relevés de la

seconde consociation ont été faits dans les stations suivantes : a) Lande au sud de la route de Veynes à Gap en amont du confluent de Labéoux, 900 m. ; b) Lande entre Labéoux et Montmaur, 900 m. ; c) Lande en marge de la saulaie de Labéoux ; d) Les Candillons face est, 950 m. ; e) Pentes ouest de la combe de Sigouste.

LAVANDERAIE à *B. erectus*.

Br	Strate muscinale	H	<i>Trinia vulgaris.</i>	3	Ch	<i>Astragalus semper-virens.</i>	2	
	<i>Campothecium lutescens.</i>	H	<i>Ononis campestris.</i>		H	<i>Salvia pratensis.</i>	2	
	<i>Tortula ruralis.</i>	G	<i>Coronilla minima.</i>	3	Hg	<i>Phleum bulbosum.</i>	2	
	<i>Abietella abietina.</i>							
	<i>Tortella tortuosa.</i>	2						
	Constantes +	Hg	<i>Carex Halleriana.</i>	2	H	<i>Potentilla perna.</i>	1	
	— Caractéristiques		<i>Satureja montana.</i>	2	Ch	<i>Genista pilosa.</i>	1	
N	<i>Lavandula vera.</i>	H	<i>Linum salsoloides.</i>	2	Ch	<i>Teuvernum chamae-drys.</i>	1	
Hg	<i>Bromus erectus.</i>	H	<i>Ciscium aculea.</i>	2	H	<i>Hippocratea como-sa.</i>	1	
Hg	<i>Festuca duriuscula.</i>	H	<i>Globularia cordifolia.</i>	2	H	<i>Knautia arvensis.</i>	1	
Ch	<i>Lotus corniculatus.</i>	M	<i>Juniperus communis.</i>	2	H	<i>Echinops Ritro.</i>	1	
	Accessoires principales		T	<i>Arenaria serpylli-folia.</i>	2	N	<i>Rosa micrantha.</i>	+
H	<i>Anthyllis montana.</i>	H	<i>Medicago lupulina.</i>	2	H	<i>Diaathus silvestris.</i>	+	
G	<i>Vincentoxicum offi-cinale.</i>	G	<i>Ononis Cenisiae.</i>	2	Ch	<i>Helianthemum al-pinum.</i>	+	
Ch	<i>Thymus serpyllum.</i>	H	<i>Asperula cynanchica.</i>	2	H	<i>Medicago falcata.</i>	+	
Ch	<i>Helianthemum ae-lanicum.</i>	H	<i>Cytisus sessilifolius.</i>	2	H	<i>Trifolium pratense.</i>	+	
Hg	<i>Brachypodium pin-natum.</i>	H	<i>Anthyllis Dillenii.</i>	2	T	<i>Drageecephalum Ruytschianum.</i>	+	
Hg	<i>Koeleria vallesiacaca.</i>	H	<i>Carlina acanthijo-lia.</i>	2	G	<i>Phalanigium Litiago.</i>	+	
Ch	<i>Teucrium montana-num.</i>	H	<i>Onobrychis sativa.</i>	2	H	<i>Hypericum perforatum.</i>	+	
H	<i>Galium corrudaejo-folium.</i>	Hg	<i>Dactylis glomerata.</i>	2	Se	<i>Semperivium tec-torum.</i>	+	
		T	<i>Alyssum calycinum.</i>	2				

LAVANDERAIE à *F. duriuscula*.

Br	Strate muscinale	Ch	<i>Fumana procumbens.</i>	3	T	<i>Arenaria serpylli-folia.</i>	1
	<i>Tertula ruralis.</i>	H	<i>Hieracium bifidum.</i>	3	Ch	<i>Ononis cenisiae.</i>	1
	<i>Campothecium lutescens.</i>				M	<i>Juniperus communis.</i>	1
	<i>Abietella abietina.</i>	1	Accessoires		H	<i>Asperula cynanchica.</i>	1
	Constantes +	H	<i>Anthyllis montana.</i>	2	H	<i>Echinops Ritro.</i>	1
	— Caractéristiques	G	<i>Vincentoxicum offi-cinale.</i>	2	M	<i>Salix incana.</i>	+
N	<i>Lavandula vera.</i>	Hg	<i>Koeleria vallesiacaca.</i>	2	M	<i>Salix purpurea.</i>	+
Hg	<i>Festuca duriuscula.</i>	Ch	<i>Teucrium montana-num.</i>	2	N	<i>Prunus spinosa.</i>	+
Ch	<i>Thymus serpyllum.</i>	H	<i>Galium corrudaejo-lium.</i>	2	N	<i>Ligustrum euro-peum.</i>	+
Ch	<i>Helianthemum ae-lanicum.</i>	Ch	<i>Thymus vulgaris</i>	2	N	<i>Lonicera xylosteum.</i>	+
	Accessoires principales	Ch	<i>Globularia cordifolia.</i>	2	T	<i>Galium parisiense.</i>	+
Hg	<i>Carex Halleriana.</i>	H	<i>Medicago lupulina.</i>	2	H	<i>Centaurea leucocephala.</i>	+
H	<i>Potentilla verna.</i>	H	<i>Hippocratea co-mosa.</i>	2	Hg	<i>Lasiagrostis Calamagrostis.</i>	+
H	<i>Hieracium pilosella.</i>	H	<i>Knautia arvensis.</i>	2	Ch	<i>Helleborus foetidus.</i>	+
Ch	<i>Genista pilosa.</i>	H	<i>Pinus silvestris.</i>	2	T	<i>Picris hieracioides.</i>	+
Hg	<i>Brachypodium pin-natum.</i>	H	<i>Berberis spinosa.</i>	2	Ch	<i>Plantago Cynops.</i>	+
Ch	<i>Lotus corniculatus.</i>	N	<i>Genista spinosa.</i>	2	H	<i>Viola hirta.</i>	+
Ch	<i>Satureja montana.</i>	N	<i>Globularia vulgaris.</i>	2	H	<i>Stachys recta.</i>	+
H	<i>Linum salsoloides.</i>	H	<i>Ononis striata.</i>	2	Hg	<i>Melica ciliata.</i>	+
H	<i>Cirsium aculea.</i>		Accidentelles		T	<i>Ononis reclinata.</i>	+
Ch	<i>Teucrium chame-drys.</i>	Ch	<i>Coronilla minima.</i>	1	T	<i>Polygonum heterophyllum.</i>	+
H	<i>Viola arenaria.</i>						

H <i>Agrimonia Eupatoria-</i>	<i>Hg Briza media.</i>	+	H <i>Eryngium campe-</i>
<i>rium.</i>	<i>Inula montana.</i>	+	<i>tre.</i>
H <i>Trifolium ochroleu-</i>	<i>Anthyllis montana.</i>	+	Hg <i>Arrhenatherum elatius.</i>
<i>cum.</i>	<i>Dianthus virginicus.</i>	+	H <i>Calamintha nepetoides.</i>
Hg <i>Festuca heterophylla.</i>	<i>Trifolium medium.</i>	+	Hg <i>Carex glauca.</i>
H <i>Plantago media.</i>	<i>Poterium dyctiocarpum.</i>	+	+

La lavandaie à *B. erectus* présente encore comme accidentelles les espèces suivantes :

H <i>Sideritis hyssopifolia.</i>	H <i>Scabiosa columbaria.</i>	H <i>Vicia tenuifolia.</i>
Se <i>Sedum anopetalum.</i>	H <i>Trifolium repens.</i>	H <i>Trifolium alpestre.</i>
H <i>Euphorbia Cyparissias.</i>	H <i>Centaurea Scabiosa.</i>	H <i>Potentilla dyctiocarpum.</i>
H <i>Daucus Carota.</i>	T <i>Bartsia fastida.</i>	T <i>Alsine tenuifolia.</i>
H <i>Polygala vulgaris.</i>	H <i>Eryngium campestre.</i>	H <i>Plantago serpentina.</i>
Hg <i>Arrhenatherum elatius.</i>	H <i>Nepeta nepetella.</i>	H <i>Inula montana.</i>

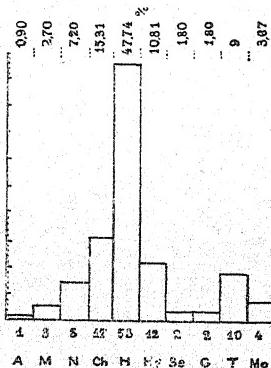
Nous avons recherché dans une lavandaie à *F. duriuscula*, celle de Labéoux, quelle peut être l'aire de recouvrement de chacune des espèces à fort coefficient de constance : et nous avons obtenu pour la densité, la surface moyenne et le volume moyen occupés, les chiffres suivants :

ESPÈCE	PIEDS AUX 100 m <sup>2</sup>	SURF. MOY.	HAUTEUR MOYENNE	VOLUME MOYEN	
				HEXADÈRE	ELLIPSOIDE
<i>Lavandula vera</i> .....	292	0 m <sup>3</sup> 27800	0, 50	40 m <sup>3</sup> 59968	21, 256
<i>Festuca duriuscula</i> .....	1.350	0 m <sup>3</sup> 02138	0, 06	17 m <sup>3</sup> 3178	9, 014
<i>Helianth. oelandicum</i> .....	470	0 m <sup>3</sup> 0876	0, 04	1 m <sup>3</sup> 6468	0, 8621
<i>Thymus serpyllum</i> .....	650	0 m <sup>3</sup> 0625	0, 02	m <sup>3</sup> 8125	0, 4253

La dominance de *L. vera* est donc de beaucoup supérieure à celle de *F. duriuscula*.

*Origine des landes lavandaies.* — Nous avons vu que la *Lavandula vera* appartient, en qualité d'accessoire principale, à la consociation de *Festuca duriuscula* et à ce titre peut y former de véritables sociétés qui se comportent comme autant de colonies de la sociation à *L. vera* avec les divers socions de l'association à *F. duriuscula*. Comment ces sociétés peuvent-elles prendre la dominance sur toute l'association ? Remarquons d'abord que toutes les stations de lavandaie se trouvent soit dans les alpages domaniaux non fauchés, soit dans des boucles des torrents protégées par le talus abrupt de la route, soit enfin sur des pentes déboisées appartenant à des particuliers qui veillent sur la lavande en vue de la récolte des fleurs (Badassières naturelles) ; la nature du sol, son humidité et son inso-

lation sont dans ces stations identiques à ce qu'elles sont dans les pelouses ou les bauques voisines, ce n'est donc pas à une raison d'ordre écologique naturel (*édaphique ou climatique*) que peut être attribuée l'origine de la Lavanderaie, mais bien à un facteur d'ordre différent et nous pouvons remarquer que le caractère commun de toutes les stations de lavanderaies est d'être tenues à l'abri de la transhumance, du pâturage excessif, le bétail ovin broute en effet les jeunes lavandes, et piétine ou arrache les jeunes pieds, ce ne sont donc que ceux qui ont échappé à ces deux dangers durant les deux premières années de leur vie et ont pu donner à leurs tiges une taille suffisante et une structure suffisamment ligneuse qui demeurent et



fleurissent, et si une protection naturelle ou artificielle les met à l'abri des troupeaux, alors ce sont de nombreux pieds qui se développent et la lavanderaie succède à la pelouse.

La lande lavanderaie est donc le stade évolutif qui suit directement la pelouse à *F. duriuscula* ou celle à *B. erectus* abandonnées à elles-mêmes, la persistance de cette lande est liée à l'action de l'homme qui, par un pâturage réduit au printemps ou à l'automne, lutte contre l'invasion des buissons, sans quoi ceux-ci envahissent à leur tour la lavanderaie et constituent une formation de buissons.

*Spectre de la lande lavanderaie à F. duriuscula et B. erectus.* — Nous donnons ci-dessus le spectre de la lande lavanderaie en unissant les deux consociations principales qui phisyonomiquement se confondent sur le terrain et que seule l'analyse floristique peut différencier, on y remarque d'abord un accroissement des formes phané-

rophytes surtout important pour les Chaméphytes, tandis que les Hémicryptophytes et les Graminoïdes conservent les proportions qu'ils avaient dans les pelouses ; on peut encore remarquer la diminution proportionnelle des Géophytes.

Ce spectre confirme donc, par l'analyse des formes biologiques, la place que nous avons assignée à la lavanderaie par l'analyse des espèces systématiques, entre les pelouses et les formations de buissons, les unes précédant la lavanderaie, les autres la suivant.

## LANDES A GENISTA CINEREA

*Genista cinerea* appartient comme accessoire aux associations de buissons que nous aurons l'occasion d'étudier plus loin : cependant en plusieurs points du Dévoluy, comme aussi en de nombreuses stations de montagnes de la basse Provence, on le voit dominer et former presque exclusivement à lui seul l'étage arbustif d'une lande à physionomie bien caractéristique et de composition systématique constante.

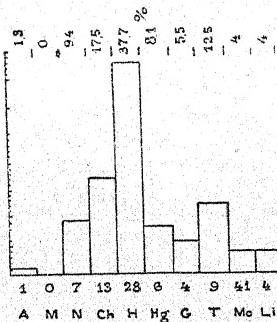
Nous avons observé la présence de cette formation surtout sur le versant sud de l'Aurose et dans les cuvettes des Sauvas, de Labéoux et de Montmaur, nous avons pu, grâce à nos relevés statistiques, établir le tableau ci-dessous.

			Accessoires
Br.	<i>Camptothecium lutescens.</i>	5	H <i>Anthyllis montana.</i> 4
	<i>Hypnum cupressiforme.</i>	2	H <i>Cirsium aculea.</i> 4
	<i>Tortula ruralis.</i>	2	Ch <i>Thymus vulgaris.</i> 4
Li	<i>Cladonia rangiferina.</i>	3	Hg <i>Bromus erectus.</i> 4
	<i>Cladonia furcata.</i>	2	H <i>Polygonum calcareum.</i> 4
	<i>Cladonia cervicornis.</i>	1	T <i>Medicago lupulina.</i> 4
	Constantes + -- Caractéristiques	5	H <i>Anthyllis Dillenii.</i> 4
N	<i>Genista cinerea.</i>	5	H <i>Galium corrugosum.</i> 4
N	<i>Juniperus communis.</i>	5	lum. 4
Hg	<i>Festuca duriuscula.</i>	5	Ch <i>Potentilla verna.</i> 3
N	<i>Lavandula vera.</i>	5	Ch <i>Thymus serpyllum.</i> 3
H	<i>Hippocratea comosa.</i>	5	Hg <i>Carex humilis.</i> 3
Hg	<i>Carex Halleriana.</i>	5	Ch <i>Globularia cordifolia.</i> 3
H	<i>Lotus corniculatus.</i>	5	Ch <i>Fumana procumbens.</i> 3
	Accessoires principales		H <i>Geum siliculosum.</i> 3
Ch	<i>Helianthemum oelandicum.</i>	4	H <i>Hieracium pilosella.</i> 3
Ch	<i>Genista pilosa.</i>	4	H <i>Trifolium repens.</i> 3
			H <i>Asperula cynanchica.</i> 3
			H <i>Eryngium campestre.</i> 3
			H <i>Trifolium pratense.</i> 3
			N <i>Cytisus sessiliflorus.</i> 3
			N <i>Rosa viscaria Ry.</i> 3
			Accessoires
			Ch <i>Satureja montana.</i> 2
			Hg <i>Carex glauca.</i> 2
			H <i>Viola arenaria.</i> 2
			T <i>Bromus rubens.</i> 2
			T2 <i>Carduus Sanctae-Balmae.</i> 2
			T2 <i>Erysimum longifolium.</i> 2
			G <i>Ornithogalum Sp.</i> 2
			T <i>Calamintha Acinos.</i> 2
			Ch <i>Dianthus virginicus.</i> 2
			H <i>Medicago sativa.</i> 2
			Ch <i>Teucrium montanum.</i> 2
			H <i>Carlina acanthifolia.</i> 2
			H <i>Hieracium bifidum.</i> 2
			H <i>Ononis spinosa.</i> 2
			G <i>Lathyrus pratensis.</i> 1
			Hg <i>Kaeleria vallesiacana.</i> 1
			Ch <i>Coronilla minima.</i> 1
			H <i>Linum salicoides.</i> 1
			H <i>Hieracium bifidum.</i> 1
			Ch <i>Teucrium aureum.</i> 1

Accidentelles		Ch <i>Argyrolobium Lin-</i> <i>neanum.</i>	1	H <i>Teucrium chamo-</i> <i>drys.</i>	1
T <i>Carlina vulgaris.</i>	1	G <i>Orchis purpurea.</i>	1	H <i>Inula montana.</i>	+
H <i>Potentilla dyctiocar-</i> <i>pum.</i>	1	H <i>Astragalus mons-</i> <i>pelliensis.</i>	1	H <i>Globularia vulgaris</i>	+
H <i>Onobrychis supina.</i>	1	Ch <i>Helleborus foetidus.</i>	1	T <i>Bromus madrilen-</i> <i>sis.</i>	+
		H <i>Cerastium strictum.</i>	1	G <i>Muscaris comosum.</i>	+

Le calcul de la dominance nous donne, pour *Genista cinerea*, un volume total occupé par hectare de 4.871 mètres cubes contre : 507,95 occupés par *Lavandula vera*, la dominance est donc très nettement impartie au Genêt cendré.

Nous reconnaissons dans la strate herbacée de ce groupement, la liste d'espèces de l'association à *Festuca duriuscula*, caractérisée par ses constantes dominantes et ses accessoires principales, mais



le nombre des accessoires et des accidentelles paraît fortement diminué, ce qui tient en grande partie à ce fait que nous n'avons relevé que dix stations et que celles-ci étaient de petite étendue ; or, c'est un principe généralement admis et d'ailleurs vérifié par l'expérience que le nombre des espèces croît avec l'étendue de la station et avec le nombre des stations ; cependant il faut admettre qu'un facteur étranger agit ici dans le sens de la réduction du nombre des espèces par élimination des espèces trop fortement xérophiles.

*Spectre biologique.* — Le spectre biologique de cette formation est voisin de celui de la lavandaie : il marque une réduction relative des Hémicryptophytes par rapport aux Chaméphytes et aux Nano-phyttes, ce qui n'est que l'affirmation de ce fait que la lande à *G. cinerea* est une formation mixte de buissons et de plantes herbacées.

Au point de vue de la distribution des espèces, nous constatons que les arbustes sont précisément ceux qui constitueront les asso-

ciations de buissons de la région, ils constituent les pionniers de ces associations émigrés dans la lande à Lavandes.

Les espèces herbacées sont celles de la pelouse à *F. duriuscula*; mais remarquons que parmi elles : *Coronilla minima*, *Anthyllis montana*, *Koeleria vallesiaca* par exemple, espèces très xérophiles sont en voie de régression, car le couvert de *G. cinerea* bien que léger ne leur donne plus les conditions d'insolation qui leur sont indispensables et qu'elles ne trouvent complètement que dans les pelouses rases à *Festuca* ou encore dans celles à *Sesleria caerulea* que nous étudierons par la suite.

*Origine et évolution de la lande à Genista cinerea.* — Partout où il nous a été donné de l'observer, la lande à *G. cinerea* se forme au voisinage et en marge d'une zone boisée, ainsi qu'il est aisément de le constater dans le Dévoluy soit en marge de la pineraie de Sigouste ou de Labéoux dans la plaine de Montmaur; soit en marge de la hêtraie mêlée de Pins silvestres aux Chenerettes, en marge de la pineraie communale de la série G, soit encore aux Sauvas en marge de la pineraie du Tournet. En Vaucluse, dans la région Aptoise, on la retrouve en marge de la Chesnaie caducifoliée de la montagne de Lagardé et de celle des ocres de Rustrel; à Bonnieux, en plein Luberon, c'est sur la lisière de la chênaie xérophile pérennifoliée à *Quercus Ilex* que nous l'avons observée; enfin dans la Sainte-Baume, vers le col de Bretagne, c'est encore en lisière de la chesnaie repeuplée de Pins silvestres que nous avons pu en voir le développement.

Nous trouvons des clans nombreux de *G. cinerea* dans les buissons qui forment le sous-bois des taillis de chênes et des pineraies (*Pinèdes*), il abonde surtout à partir et au-dessus de 700 mètres en basse Provence calcaire, où il prend la place de l'*Ulex parviflora* et de *Calicotome spinosa* (*les Argeïras des Provençaux*); si le couvert et le sous-bois viennent à être détruits soit par incendie, soit par exploitation charbonnière, les graines à téguments scléreux enfouies dans le sol et qui s'y conservent facilement durant trois ans d'après nos propres essais, germent au prochain printemps et l'on voit se produire l'évolution simultanée de la strate nanophyte de Genêts et de tapis herbacé de *F. duriuscula* et de son association d'ailleurs mêlée aux survivants géophytes ou hémicryptophytes de la formation antérieure : ainsi se constitue une lande à *G. cinerea*.

L'observation montre encore que c'est de cette lande qu'émigre

*G. cinerea* dans la pelouse à *F. duriuscula* voisine ou encore dans la bauque, tandis que la lande elle-même est progressivement envahie par les arbustes puis par les arbres, si bien qu'en parcourant la station de bout en bout, on traverse d'abord la forêt à tapis herbacé puis la même avec sous-bois de buissons, d'où l'on passe à une marge de buissons serrés puis à la lande à Genêts, puis à la pelouse envahie de Genêts de plus en plus clairsemés et enfin à la pelouse pure.

La lande à *G. cinerea* se comporte donc comme un stade transitoire dans l'évolution de la végétation vers l'association forestière de Climax, cette évolution peut d'ailleurs s'accomplir dans la durée d'une vie humaine, puisque nous avons connu en 1914, dans le massif de la Sainte-Baume, au flanc de Roquefourcade au lieu dit l'Espiogoulier, tout un versant de montagne constitué par la lande à Genêt cendré et aujourd'hui c'est en ce même lieu une jeune forêt de Pins d'Alep que l'on traverse, dans laquelle ne persistent que quelques rares clans de Genêts restés dans les clairières ; d'autre part en bordure des champs de blé voisins la lande, en 1922, passait à une bauque riche en *Lavandula vera*, cette lavanderaie est aujourd'hui transformée en lande à Genêts et le champ de blé abandonné s'est transformé en un harmas de *Rosa viscaria*, de Lavandes et de Genêts cendrés ; dans le même massif, nous avons encore pu suivre cette évolution le long du sentier qui du plan d'Aups monte au col de Bretagne non loin de la source de la Brasque, en 1919, la bauque à *F. duriuscula* couvrait la station déjà peuplée de jeunes Pins hauts de 1 m. 50 à 3 m., en 1933 la station présente une lande à Genêts sous couvert de Pins.

Nous ne mentionnons ces faits éloignés du Dévoluy que parce qu'ils éclairent la question en permettant de situer dans sa série la lande à *G. cinerea* du Dévoluy.

#### PELOUSE HERBEUSE A GENISTA PILOSA

*Genista pilosa* est encore une espèce accessoire dans la consociation à *F. duriuscula*, aussi bien que dans celle à *B. erectus* ; dans les formations peuplées par ces associations, ce Genêt peut dominer par places et créer de petits clans où de petites sociations peuvent

être reconnues par l'analyse statistique, mais dans d'autres stations, la dominance de *G. pilosa* peut s'étendre à tout le groupement végétal ; la physionomie de la formation est alors modifiée et c'est une lande herbacée qui se présente au regard et tranche nettement avec la pelouse xérophile à Fétuque et avec le sous-bois broussailleux qui la bordent de part et d'autre. Ainsi est constituée une association de rang particulier individualisée, c'est-à-dire caractérisée par sa dominante aussi bien que par sa physionomie, et qui occupe, dans la succession, une place que nous aurons à déterminer.

La lande à *G. pilosa* n'occupe jamais une aire très étendue, elle forme en général une zone autour des parties boisées et, comme le fait la consociation à *G. cinerea*, elle passe vers l'extérieur, à la pelouse à Fétuques et vers l'intérieur à une formation arbustive revêtant souvent la forme que nous étudierons sous le nom d'Harmas ou encore d'autre fois la forme de sous-bois broussailleux.

*Evolution de la lande à G. pilosa.* — Cette formation est essentiellement labile car elle provient de l'invasion de *G. pilosa* dans la pelouse à *F. duriuscula* non pâturée, invasion favorisée par les rameaux allongés et rampants de la plante qui forme de larges touffes détruisant l'association herbacée au fur et à mesure de son invasion, et favorisant par l'humus qui s'accumule à ses pieds, la germination des semences d'arbustes qui ne tardent pas à substituer leur formation à celle de la pelouse ; de telles conditions s'opposent donc à la permanence de la lande, aussi celle-ci est purement transitoire, c'est encore là un exemple de ce que DU RIETZ signale comme « Zones transitoires entre deux phytocénoses voisines et pour lesquelles il propose de conserver le nom que leur a donné CLÉMENTS de « Consocies » (1).

Nous donnons ici le tableau statistique de stations de cette formation relevées par nous soit autour de la cuvette de Montmaur au-dessous des fourrés de Chênes et de Pins silvestres, soit au-dessous de la pinéaire de Pignadoux.

(1) In anderen Fällen, wo der ökologische Gegensatz zwischen den beiden aneinander grenzenden Soziationen weniger schoß ist, kann eine Art Übergangs-vegetation dadurch zustande kommen ; dass einzelne Synusien der einen Seite in die Vegetation der anderen Seite hinübergreifen. DU RIETZ, page 372.

Br	Strate muscinale	Ch	<i>Helianthemum o-</i>	G	<i>Ornithogalum u-</i>
	<i>Homalothecium se-</i>	H	<i>Hieracium pilosella</i>	Ch	<i>belladum.</i>
	<i>riceum.</i>	4	1		1
	<i>Hypnum cupressi-</i>	H	<i>Cirsium acaule.</i>		
	<i>forme.</i>	4	1	<i>Fusaria procum-</i>	
	<i>Campylothecium lu-</i>	H	<i>Teucrium chamae-</i>	<i>bens.</i>	
	<i>tescens.</i>	3	<i>drys.</i>	T	<i>Calamintha Acinos.</i>
	<i>Dicranum scopo-</i>	A	<i>Pinus sylvestris.</i>	N	<i>Coronilla Emerus.</i>
	<i>prium.</i>	H	1	H	<i>Carlina acaulis.</i>
	<i>Tortula ruralis.</i>	H	<i>Scabiosa columba-</i>	T	<i>Carlina vulgaris.</i>
	<i>Abietella abietina.</i>	Ch	<i>ria.</i>	H	<i>Geum sylvaticum.</i>
	<i>Bryum pallescens.</i>	T	1	H	<i>Hippocratea comosa.</i>
Constante caractéristique		P	<i>Rosa micrantha.</i>	H	<i>Gallium corruclaefo-</i>
Ch	<i>Genista pilosa.</i>	N	1	lum.	1
Hg	<i>Festuca duriuscula.</i>	M	<i>Leontodon crispus.</i>	H	<i>Leucanthemum vul-</i>
		J	1	gare.	1
Accessoires principales		H	<i>Juniperus communis.</i>	Ch	<i>Helleborus foetidus.</i>
H	<i>Lotus corniculatus.</i>	P	1	T	<i>Trifolium rubens.</i>
Ch	<i>Coronilla minima.</i>	Ch	<i>Plantago lanceolata</i>	H	<i>Hieracium cineras-</i>
Ch	<i>Lavandula vera.</i>	F	1	cens.	1
Hg	<i>Carex Halleriana.</i>	C	<i>Daucus Carota.</i>	H	<i>Onobrychis Sativa.</i>
Hg	<i>Brachypodium pinnatum.</i>	O	1	H	<i>Eryngium pina-</i>
H	<i>Hieracium nivorum.</i>	O	<i>Berberis vulgaris.</i>	alba.	1
		H	<i>Euphorbia dulcis.</i>	Hg	<i>Agrostis alba.</i>
		H	<i>Orobus vernus.</i>	Ch	<i>Thymus vulgaris.</i>
		H	<i>Gallium silvestre.</i>	T	<i>Medicago lupulina.</i>
		H	<i>Hieracium statice-</i>		
			<i>folium.</i>		
		M	<i>Acer opalus folium.</i>		
		A	<i>Fagus sylvatica.</i>	H	<i>Hieracium Auricula</i>
H	<i>Ononis spinosa.</i>	H	1	H	<i>+ angusti-</i>
A	<i>Quercus pubescens.</i>	P	<i>Platago serpen-</i>	folia.	+
H	<i>Dianthus virginicus.</i>	T	<i>tina.</i>	H	<i>Gentiana verna.</i>
H	<i>Carlina scanthio-</i>	C	<i>Gypsophila repens.</i>	H	<i>Alpine verna.</i>
	<i>lia.</i>	C	1	Tg	<i>Bromus madritensis</i>
H	<i>Anthyllis Dillenii.</i>	Hg	<i>Helianthemum ovali-</i>	N	<i>+</i>
N	<i>Viburnum lantana.</i>	H	<i>folium.</i>	G	<i>Rosa viscaria.</i>
Ch	<i>Veronica officinalis</i>	A	<i>Bromus rubens.</i>	H	<i>Muscari comosum.</i>
N	<i>Cytisus sessilifolius.</i>	Cynanchi-	1	H	<i>Hieracium bifidum.</i>
H	<i>Trifolium pratense.</i>	ca.	<i>Asperula cynanchi-</i>	Ch	<i>Teucrium aureum.</i>
H	<i>Polygala calcarea.</i>	T	<i>Carduus Sanctae-</i>	H	<i>Linum salicarium.</i>
Hg	<i>Bromus erectus.</i>	Balme.	<i>longifolium.</i>	Ch	<i>Teucrium montanum.</i>
		H	1		+

Ce tableau nous révèle trois espèces présentant un degré de constance appartenant à la cinquième classe; si nous cherchons à établir leur degré de dominance, nous obtenons par la recherche de l'aire de recouvrement les résultats suivants :

DENSITÉ ET AIRE DE RECOUVREMENT TOTAL  
DANS UNE LANDE A *G. PILOSA* EN MARGE DE LA Ste BAUME

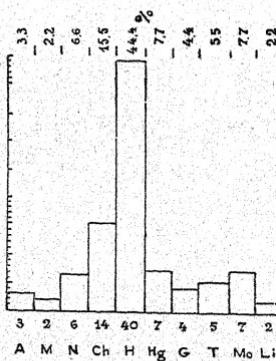
<i>Genista pilosa</i> .....	40.000	Pieds à l'hectare recouvrant 2.300 mètres carrés
<i>Festuca duriuscula</i> .....	290.000	—
<i>Lotus corniculatus</i> .....	40.000	—
<i>Coronilla minima</i> .....	10.000	—

Cette détermination numérique a été faite par nous dans une station choisie parce qu'elle représentait la physionomie la mieux caractérisée de la formation qui nous intéresse actuellement, elle montre que la dominance de *G. pilosa* est à peine supérieure à celle de *Festuca duriuscula* bien que ce Genêt impose sa physionomie à la lande, alors que dans la bauque à *Brachypodium pinnatum* où il est cependant très abondant, c'est la Graminée qui grâce à ses feuilles plus larges et touffues cache le Genêt aux regards.

*Spectre biologique.* — Le spectre biologique de la lande à *G. pilosa* que nous donnons ci-dessous est très rapproché de celui de la consociation à *Brachypodium pinnatum* ce qui confirme la parenté de ces deux groupements qu'il est souvent difficile de distinguer l'un de l'autre, la bauque riche en *G. pilosa* formant très souvent le sous-sol forestier qui voisine avec la lande à *G. pilosa* et *F. duriuscula*.

### LANDE A CYTISUS SESSILIFOLIUS

Nous devons encore mentionner ici une lande proche de celle à *G. cinerea* et qui souvent voisine avec celle-ci et dont la dominante



appartient encore au sous-bois forestier, c'est la lande à *Cytisus sessilifolius* formée par la dominance de ce Cytise dans la bauque à *B. erectus*; soit qu'il ait été respecté lors de la dénudation du sol et se soit comporté en véritable pionnier autour duquel s'est installée l'association à *B. erectus* (voir CLEMENTS, « Plant succession », p. 145 et suivantes) : ceci est le cas pour les taillis de Chênes exploités trop sévèrement par les charbonniers sur le bord méridional du Dévoluy ; soit que le *C. sessilifolius* d'un peuplement forestier ait émigré par graines dans un éboulis ou un champ cultivé, secondairement envahi par l'association de *B. erectus*, ce qui nous a paru être évident dans tous les éboulis bas de la région, de même que dans les herbages en marge des chênaies et des pineraies de la zone inférieure du Dévoluy.

Nous sommes encore ici en présence d'une formation essen-

tiellement labile qui passe très rapidement à une formation de buissons et ne présente nulle part une composition systématique assez constante pour pouvoir être individualisée, ses limites vers la pelouse aussi bien que vers le sous-bois n'ont rien de précis, ce qui caractérise bien les zones d'écotonie des auteurs américains, zones de passage entre deux associations voisines.

#### PELOUSES CALCAIRES A SESLERIA COERULEA

Sur les pentes rocheuses correspondant aux affleurements des calcaires peu compacts du Tithonique et du Crétacé supérieur, lorsqu'on ne trouve trace d'aucune culture ancienne, on rencontre une pelouse caractérisée par la dominance de *Sesleria caerulea*, la physionomie de cette pelouse est intermédiaire entre celle de la bauque et celle de la pelouse à *F. duriuscula*.

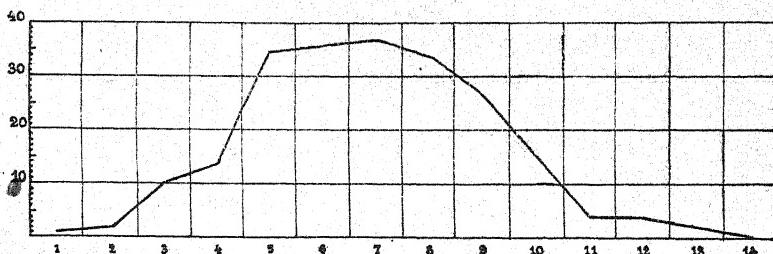
Nous avons pris de nombreux relevés statistiques dans cette formation et avons trouvé une constance de composition florale telle que nous ne saurions hésiter à y reconnaître une association dont nous aurons à établir le rang. Nous donnons ici le tableau établi d'après vingt-cinq relevés faits dans les stations ci-dessous : 1<sup>o</sup> Pelouse parmi les rochers entre le Festre et Chargier. 2<sup>o</sup> Pentes rocheuses aux Etroits de Saint-Etienne en Dévoluy. 3<sup>o</sup> Montagne de la Plane face à l'Enclus 1.500 m., 4<sup>o</sup> Bois de Boucharac 1.400 m., pente 30 % face au nord. 5<sup>o</sup> Serre de la Crête pentes rocheuses parmi les éboulis 45 % face sud-est. 6<sup>o</sup> Versant du Chevalet sous le pré Laparre. 7<sup>o</sup> Cheminée est-ouest du Chevalet. 8<sup>o</sup> Eperon des Cuculières, croisement des chemins 1.600 m. Pente 40 % nord-ouest. 9<sup>o</sup> Pelouse ouverte à *Sesleria caerulea*, croupé à l'est de la prairie du Vallon, pente 25 % sud-sud-est. 10<sup>o</sup> Sommet du mont Chauve face nord-est, pente 35 %. 11<sup>o</sup> Face est du mont Chauve, pente 25 %. 12<sup>o</sup> Rochers à l'est de la Volua, au-dessus de la Pinée de l'Ongle 2.120 m., pente 65 % face sud-sud-ouest (Rochers à *Placodium disperso areolatum*, *Rhyzocarpum geographicum*). 13<sup>o</sup> Flancs de l'Aurouze entre les cassés et le Pic de Matacharre 1.830 m., pente 25 % sud-est. 14<sup>o</sup> Alpages au-dessus des éboulis de Font-Alibot, sous des Pins à crochet de 5 à 8 mètres de haut écartés de 10 mètres,

pente 30 % sud-sud-ouest. 15<sup>o</sup> Pied des rochers du bas Chevalet 1.755 m., pente 30 % face sud. 16<sup>o</sup> Mélèzes espacés vers le Thalweg, ouest de la Fontaine du vallon, pente 30 % sud-est. 17<sup>o</sup> Partie non boisée à l'ouest, pente 30 % est. 18<sup>o</sup> Prairie du vallon 1.865 m., pente 25 % sud-est. 19<sup>o</sup> Rochers sur le flanc ouest des Minches 1.170 m., pente 45 %. 20<sup>o</sup> Basses crêtes de Soumaroux, ouest du défilé des Baumes. 21<sup>o</sup> A pic de Soumaroux au niveau du clos Monard 1.280 m. 22<sup>o</sup> Rochers des Bancs. 23<sup>o</sup> Rochers au sud-ouest du vallon du Mas. 24<sup>o</sup> Pentes du Feraud 1.420 m. 25<sup>o</sup> Font Alibot, talus dominant la source.

Br	Strate muscinale et lichenique	H	Gentiana austriaca	N	Amelanchier vulgaris.
	<i>Homalothecium sericeum.</i>	Ch	<i>Helianthemum apenninicum.</i>	N	<i>Arctostaphylos Uva-ursi.</i>
	<i>Tortula tortuosa.</i>	H	<i>Lotus corniculatus.</i>	N	<i>Cotoneaster vulgaris.</i>
	<i>Grimmia orbicularis.</i>	H	<i>Anthyllis Dillenii.</i>	N	<i>Lavandula vera.</i>
	<i>Neckera turgida.</i>	H	<i>Cerastium Villarsii.</i>	H	<i>Draba aizoides.</i>
	<i>Ditrichum flexicaule.</i>	H	<i>Hieracium villosum.</i>	G	<i>Ranunculus gera-</i>
	<i>Ptychodium plicatum.</i>	Hg	<i>Festuca duriuscula.</i>	noides.	
	<i>Distichium capillaceum.</i>	H	<i>Hippocratea comosa.</i>	H	<i>Antennaria dioica.</i>
	<i>Bryum pallescens.</i>	Hg	<i>Poa alpina.</i>	H	<i>Leontodon crispus.</i>
Br	<i>Campiothecium lutescens.</i>	G	<i>Pedicularis gyroflexa.</i>	Ch	<i>Linum salsoleoides.</i>
	<i>Hypnum cupressiforme.</i>	H	<i>Bupleurum petreum.</i>	Ch	<i>Dryas octopetala.</i>
	<i>Ctenidium molluscum.</i>	G	<i>Trinia glauca.</i>	H	<i>Carlina acaulis.</i>
	<i>Grimmia apocarpa.</i>			Ch	<i>Teucrium Chamaedrys.</i>
	<i>Grimmia pulvinata.</i>	N	Accessoires	H	<i>Asperula cynanchica.</i>
	<i>Grimmia trichophylla.</i>	H	<i>Cytisus sessilifolius.</i>	H	<i>Dianthus monspessulanus.</i>
	<i>Aloina aloides.</i>	Se	<i>Alchimilla Hoppeana.</i>	H	<i>Silene acaulis.</i>
	<i>Tortula aciphylla.</i>	G	<i>Aster alpinum.</i>	G	<i>Orchis sambucina.</i>
Br	<i>Pseudoleskeia atrococcinea.</i>	Se	<i>Saxifraga Aizoon.</i>	Ch	<i>Gypsophila repens.</i>
	<i>Ceratodon purpureus.</i>	H	<i>Phyteuma orbiculare.</i>	H	<i>Hypericum Richeri.</i>
	<i>Cratoneurum glaucum.</i>	Hg	<i>Sedum anopetalum.</i>	H	<i>Plantago argentea.</i>
	<i>Bryum Schleicheri.</i>	H	<i>Carex Halleriana.</i>	Hg	<i>Carex precox.</i>
	<i>Neckera crispa.</i>	H	<i>Avena montana.</i>	G	<i>Allium fallax.</i>
	<i>Reboulia hemispherica.</i>	H	<i>Senecio Doronicum.</i>	Ch	<i>Helianthemum polifolium.</i>
Li	<i>Cetraria Islandica.</i>	Ch	<i>Helianthemum serpyllifolium var. ovalifolium.</i>	Hg	<i>Bromus erectus.</i>
	<i>Rhyzocarpon geographicum.</i>	Ch	<i>Coronilla minima.</i>	T	<i>Euphrasia salisburgensis.</i>
	<i>Placedium disperso-areolatum.</i>	H	<i>Primula veris.</i>	H	<i>Hieracium bifidum</i>
	<i>Cladonia pyxidata.</i>	Hg	<i>Festuca heterophylla.</i>	H	<i>Galium pusillum.</i>
	<i>Squamularia saccata.</i>	Ch	<i>Dianthus silvestris.</i>	H	<i>Gregoria Vitaliana.</i>
	Constante caractéristique	H	<i>Trifolium montanum.</i>	H	<i>Oxytropis campestris.</i>
	<i>Hg Sesteria corulea.</i>	H	<i>Leucanthemum vulgare.</i>	H	<i>Hieracium verna.</i>
	Accessoires principales	H	<i>Ligusticum ferulaceum.</i>	H	<i>Valeriana montana.</i>
	<i>Ch Globularia cordifolia.</i>	Se	<i>Sempervivum arachnoideum.</i>	H	<i>Teucrium montanum.</i>
	<i>Ila.</i>	H	<i>Plantago media.</i>	H	<i>Achillea millefolium.</i>
	<i>Ch Thymus Serpyllum.</i>	G	<i>Campanula pusilla.</i>	T	<i>Linum catharticum.</i>
	<i>Hg Carex sempervirens.</i>	G	<i>Ranunculus Seguerieri.</i>	T2	<i>Carduus desfloratus.</i>

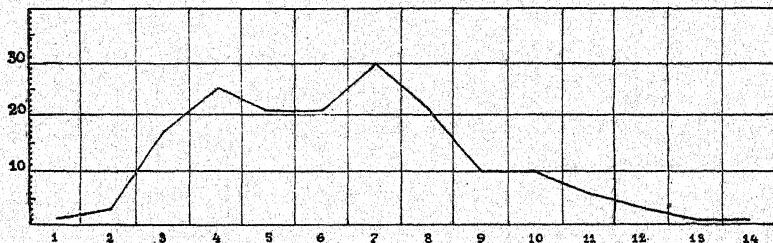
H	<i>Galium silvestre.</i>	1	Ch	<i>Calamintha alpina.</i>	1	Hg	<i>Brachypodium pin-</i>
Ch	<i>Genista pilosa.</i>	1	G	<i>Anemone Halleri.</i>	+	natum.	+
H	<i>Hieracium pelleter-</i>	1	T	<i>Teesdalia nudicau-</i>	+	H	<i>Asplenium viride.</i>
Ch	<i>Ononis Cenesioe.</i>	1		<i>lis.</i>	+		<i>Polygala calcarea.</i>

Tandis que nous prenions nos relevés, nous avons été appelé à remarquer que la pelouse à *Sesleria cœrulea* ne présente pas le degré d'homogénéité que nous avaient montré les pelouses à fétuques et



les bauques et pâtrages à bromes : la courbe d'homogénéité, établie d'après le travail de CHOUARD [43] confirme d'ailleurs cette non homogénéité. Nous donnons ici les deux courbes de l'association à *B. erectus* (en haut) et de *Sesleria cœrulea* (en bas).

Cette non homogénéité provient à notre avis de ce que trois espèces se partagent par places la dominance et forment, à travers



la plus grande partie des stations, de grandes sociétés souvent difficiles à délimiter ; c'est ainsi que l'on peut facilement observer des sociations à *S. cœrulea*, d'autres à *Globularia cordifolia* et enfin d'autres à *Thymus Serpyllum* chacune d'elles étant accompagnée des éléments plus ou moins complets de l'association à *S. cœrulea*, l'ensemble en mosaïque de ces sociations forme une pelouse qui à l'œil cache son manque d'homogénéité floristique sous une physio-

nomie homogène ; cette même physionomie se retrouve dans des pelouses qui avec la même composition florale montrent une homogénéité plus grande des espèces.

Remarquons que ce sont précisément les espèces qui, dominant par places, caractérisent les sociations citées ci-dessus, que nous retrouvons comme subdominantes de l'association à *S. cærulea*, mais nous avons encore rencontré, aussi bien dans le Dévoluy que dans la montagne de Lure, des sociations à *Lotus corniculatus*, *S. cærulea*, *Helianthemum œlandicum*, *Coronilla minima*, et où chacune de ces plantes est associée aux accessoires de l'association de *S. cærulea*.

Par contre l'apparition de *S. cærulea* est accompagnée de la présence de :

*Pedicularis gyroflexa*.  
*Plantago argentea*.  
*Helianthemum serpyllifolium*.  
*Litium ovalifolium*.  
*Botrychium Lunaria*.

Nous devons donc considérer ces plantes comme caractéristiques de l'association au même titre que *S. cærulea*, tout au moins dans le Dévoluy, dans la montagne de Lure et encore dans le massif de la Grande Chartreuse où nous avons observé cette association identique à celle du Dévoluy sur les pelouses qui recouvrent les talus dans les clairières de la hêtraie de Saint-Pancrace et sur le rebord sud-est de l'alpage du col de l'Haye en Grésivaudan, de même que sur les alpages qui recouvrent les replats de la face est de la Grande Moucherotte en Vercors : c'est donc là ce que nous pouvons considérer comme la sub-association Dauphinoise préalpine à *Sesleria cærulea*.

Dans cette association nous avons remarqué le cantonnement de *Tulipa celsiana* qui s'y groupe en clans espacés, tandis que dans les Bouches-du-Rhône et le Var cette tulipe se trouve avec une égale abondance dans toutes les formes de pelouses xérophytes.

L'association à *S. cærulea* que nous venons d'étudier se différencie de celle à *Festuca duriuscula* par la présence d'un groupe de constantes à taux élevé que pour cela nous avons considérées comme caractéristiques ; or dans le Midi, sur les collines qui entourent Toulon et Marseille se rencontre une association à *S. cærulea* qui nous est familière et dont nous avons depuis bien longtemps relevé des listes

de plantes alors que les méthodes statistiques ne nous étaient pas encore très familières et dont nous avons pris depuis lors de nombreux relevés, ARÈNE a étudié avec soin cette association dans ses études sur la flore côtière et sur la flore de la Sainte-Baume. Dans nos propres relevés, cette association méridionale se révèle comme un groupement composé des mêmes éléments, des mêmes socions que l'association à *F. duriuscula* mais avec la dominance de *S. cœrulea* qui chasse progressivement *F. duriuscula* jusqu'à l'éliminer ; nous avons observé cette forme d'association dans le Dévoluy sur les flancs du mont Devant-Veynes sur les bords du cañon de Sigouste où il contribue à conserver à cette région le faciès méridional que lui donnent déjà ses pelouses à *F. duriuscula*. Nous donnons ci-dessous la composition de cette association prise sur les rochers sénoniens du cañon à 1.170 mètres.

<i>Sesleria cœrulea.</i>	5	<i>Anemone alpina.</i>	1	<i>Coronilla Emerica.</i>	+
<i>Teucrium chamaedrys.</i>	3	<i>Genista angustifolia.</i>	1	<i>Hieracium præcox.</i>	+
<i>Lavandula vera.</i>	2	<i>Tulipa celsiana.</i>	1	<i>Juniperus communis.</i>	+
<i>Hippocratea comosa.</i>	2	<i>Globularia cordifolia.</i>	1	<i>Lotus corniculatus.</i>	+
<i>Cytisus sessilifolius.</i>	2	<i>Bromus erectus.</i>	1	<i>Ranunculus repens.</i>	+
<i>Genista pilosa.</i>	2	<i>Rosa sepium.</i>	1	<i>Stachys recta.</i>	+
<i>Satureja montana.</i>	2	<i>Vincetoxicum officinale</i>	+	<i>Hypericum hyssopifoli-</i>	+
<i>Helianthemum alpinum.</i>	2	<i>Potentilla verna.</i>	+	<i>ium.</i>	
<i>Carex Halleriana.</i>	1	<i>Brachypodium pinnatum.</i>	+	<i>Thymus serpyllum.</i>	+
<i>Allium fallax.</i>	1		+	<i>Sorbus Aria.</i>	+
<i>Festuca duriuscula.</i>	1	<i>Melittis melissophyllum.</i>	+	<i>Hypnum cupressiforme.</i>	+
<i>Leucanthemum vulgare.</i>	1	<i>Virburnum lantana.</i>	+	<i>Camptothecium lutes-</i>	+
<i>Trinia glauca.</i>	1	<i>Amelanchier vulgaris.</i>	+	<i>cens.</i>	
<i>Sedum anopetalum.</i>	1	<i>Leontodon crispus.</i>	+		

Cette association peut présenter dans le Midi une plus grande abondance de *Festuca duriuscula* et nous paraît analogue à l'association à *F. duriuscula* et *S. cœrulea* que P. ALLORGE a décrite dans le Vexin français. Cependant dans le Dévoluy nous avons eu à remarquer que la présence des deux Graminées tend surtout vers l'égalité lorsque la pelouse à *S. cœrulea* se trouve en contact avec la pelouse à *F. duriuscula*, il se forme alors une zone d'écotonie ou se mélangent les deux socions et où il devient impossible de les distinguer. Le même fait a été constaté par nous au nord-ouest du Bois-Rond dans un ancien champ transformé en pâture à *B. erectus* et bordé par une pelouse à *S. cœrulea*, les deux groupements sont là séparés par une large bande de végétation mixte et il est impossible d'en tracer la limite précise.

Nous n'avons jamais rencontré en Dévoluy *S. cœrulea* associée à *Brachypodium pinnatum*, or cette association existe dans le massif

de la Grande Chartreuse ou nous l'avons rencontrée sur le flanc ouest de la dent de Crolles le long de la route du col de l'Haye à côté d'une pelouse à *Sesleria* de type méridional et à l'altitude de 1.200 mètres, alors qu'à l'altitude de 1.700 mètres sur la face sud de la même dent, au-dessus du col de l'Haye nous relevions une pelouse à *Sesleria* du type dauphinois.

Nous croyons bon de donner ici les deux relevés : A) Etant celui de la clairière dans la chênaie-hêtraie de Saint-Pancrace et B) de l'alpage de la dent de Crolles.

## A

<i>Brachypodium pinnatum.</i>	5
<i>Sesleria cœrulea.</i>	4
<i>Genista pilosa.</i>	4
<i>Lotus corniculatus.</i>	3
<i>Hippocratea comosa.</i>	2
<i>Anthyllis Dillenii.</i>	2
<i>Briza media.</i>	2
<i>Ononis campestris.</i>	2
<i>Globularia cordifolia.</i>	2
<i>Primula vulgaris.</i>	2
<i>Gallium mollugo.</i>	2
<i>Globularia vulgaris.</i>	2
<i>Leontodon crispus.</i>	2
<i>Gentiana angustifolia.</i>	2
<i>Leontodon autumnalis.</i>	2
<i>Polygala calcarea.</i>	1
<i>Euphrasia salisburgensis.</i>	1
<i>Carex glauca.</i>	1
<i>Brunella vulgaris.</i>	1
<i>Teucrium Chamaedrys.</i>	1
<i>Gypsophila repens.</i>	1
<i>Bupleurum junceum.</i>	1
<i>Chlora perfoliata.</i>	1
<i>Phalangium Littago.</i>	1
<i>Carlina acaulis.</i>	1
<i>Poterium sp.</i>	+

## B

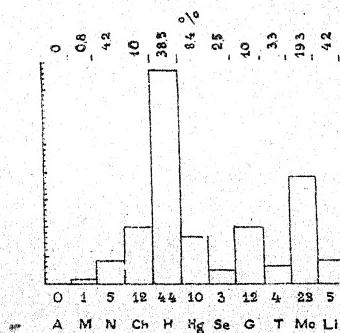
<i>Sesleria cœrulea.</i>	4
<i>Carex sempervirens.</i>	4
<i>Helianthemum vulgare.</i>	4
<i>Globularia cordifolia.</i>	3
<i>Gentiana angustifolia.</i>	3
<i>Alchemilla Hoppeana.</i>	3
<i>Carduus defloratus.</i>	2
<i>Globularia nudicaulis.</i>	2
<i>Anthyllis Dillenii.</i>	2
<i>Dianthus monspessulanus.</i>	2
<i>Leucanthemum vulgare.</i>	2
<i>Scabiosa Columbaria.</i>	2
<i>Hippocratea comosa.</i>	2
<i>Euphorbia cyparissias.</i>	2
<i>Oxytropis campestris.</i>	2
<i>Pedicularis gyroflexa.</i>	1
<i>Hypericum Rischeri.</i>	1
<i>Hypericum nummularia.</i>	1
<i>Crepis blattarioides.</i>	1
<i>Hieracium dentatum.</i>	1
<i>Helianthemum celandinum.</i>	1
<i>Phyteuma orbiculare.</i>	1
<i>Antennaria dioica.</i>	1
<i>Festuca rubra.</i>	1
<i>Poa alpina.</i>	1
<i>Bupleurum ranunculoides.</i>	1

Nous croyons pouvoir établir un parallèle entre le groupement à *B. pinnatum* et à *S. cœrulea* et les pelouses calcaires à *F. duriuscula* et à *S. cœrulea* du Vexin français dans lesquelles P. ALLORGE a constaté la dominance locale de *B. pinnatum* (*Rev. gén. de Bot.* XXXIII, page 749), nous avons nous-même observé cette dominance dans le bas vallon des Crêtes au pied du massif de la Sainte-Baume, dans le vallon de Piscatoris aux portes de Marseille et en de nombreux autres lieux en Provence.

*Spectre biologique.* — Le spectre biologique que nous donnons ci-contre se rapproche fort de celui de l'association à *F. duriuscula* et de celle à *B. erectus* dont il ne se différencie guère que par l'abon-

dance relative des Bryophytes qui tient sans doute à l'altitude plus grande qu'atteint l'association à *S. caerulea* et au degré d'humidité plus grand du sol dans ces régions; nous retrouvons, dans cette association, un nombre moindre de plantes velues et les Graminées dominantes y sont surtout des espèces à feuilles rubanées moins directement armées pour la lutte contre la sécheresse de l'atmosphère.

*Evolution de la pelouse à Sesleria caerulea.* — Il nous reste encore à rechercher comment s'installe le seslerietum sur une aire nue; or, nous n'avons jamais observé ni dans le Dévoluy, ni en Provence un tel phénomène. Le seslerietum ne s'établit que sur un sol déjà



enrichi en humus par une végétation antérieure. Sur les rochers ce sont les Mousses (*Tortula ruralis*, *Camptothecium lutescens*, *Neckera complanata*) ou les Lichens crustacés ou *Collema* divers que nous avons vu préparer le lit sur lequel les succulentes viennent s'installer, par exemple : *Sempervivum arachnoideum* et ses hybrides avec *S. montanum*, *Sedum album* et *S. anopetalum*, *Saxifraga Aizoon*. Sur la couche de terre noire qui se forme sur les débris de ces plantes s'établissent alors *Hieracium viscosum*, *H. cerinthoides*, et enfin *Sesleria caerulea*.

Lorsqu'un ravinement vient mettre à nu le sous-sol dans l'une de ces pelouses, l'aire nue ainsi formée constitue un éboulis de cailloux dont nous aurons à parler plus loin, si celui-ci est en rapport par son sommet avec les éboulis plus élevés, il est soumis à une double invasion : son axe est envahi par la flore des éboulis, ses marges le sont par les Légumineuses du seslerietum ou encore par les Synanthérées.

C'est ainsi que le long de l'éboulis récent de Font Alibot nous avons noté en marge de la pelouse à *Sesleria* typique une zone de quatre mètres de large occupée par *Oxytropis campestris* et *Coronilla minima* (p. 42).

Enfin sur le pied des grands pierriers (*éboulis de gros cailloux*) nous avons observé une formation très caractéristique qui au pied de l'éboulis d'Obiou au Sapey et au sommet de la fontaine du Vallon en Aurouze se laisse très bien différencier. Un éboulis très pauvre, et cependant peuplé par le *Poudistichophylla*, est envahi par *Polypodium Robertianum* puis par *Agropyrum repens* qui, dans cette station, prend un aspect très particulier : ses longs stolons serpentent entre les blocs rocheux et, dans les interstices libres, les pousses feuillées s'accumulent simulant une végétation coespiteuse ; enfin, un tapis végétal se forme constitué par : *Lathyrus pratensis*, *Campanula rhomboidalis*, *Aconitum lycoctonum*, *Hieracium villosum*, *H. gapense*, *H. viscosum*, *Tortula muralis*, *Camptothecium lutescens*. Cette consociation forme une zone au pied de l'éboulis et par places est continuée par une traînée de cet herbage que nous étudierons sous le nom de formation des reposées ; sa partie inférieure se poursuit par la pelouse à *S. cœrulea*.

Il convient de remarquer ici que les éléments de cette dernière formation sont précisément ceux qui constituent la flore des sous-bois de *Picea exelsa* voisins et pour le vallon d'Obiou se prolongent à côté du pied de l'éboulis sur toute la lisière de la sapinière (pes-sière) et il suffit comme cela se voit sur la marge nord du pré rond, que quelques arbres aient été détruits par l'âge pour constater l'envahissement de l'aire déboisée par la pelouse dont *Sesleria cœrulea* et *Carex sempervirens* sont les pionniers,

De ce qui précède nous sommes en droit de conclure : le *seslerietum* ne constitue pas, du moins en Dévoluy, une association de pionniers, mais au contraire vient prendre place dans une série débutant dans une aire nue par un stade à Cryptogames rupicaules suivi lui-même par un herbage à plantes succulentes, ou bien s'installe sur un sol forestier découvert par déboisement ; il peut encore s'établir sur une aire dénudée, soit qu'il soit précédé par la flore des éboulis qui lui fournit l'humus qui lui est indispensable, soit que ses Légumineuses aptes à prospérer en sol aride aient

pu demeurer ancrées sur les marges de l'éboulis grâce à leurs racines profondes et y rétablir un sol nouveau.

La pelouse à *Sesleria* est la formation climax des régions rocheuses depuis les plus basses altitudes (puisque nous l'observons couramment dans les vallons tels que le vallon de Toulouse dans le massif de Carpiagne près de Marseille à 100 m. d'altitude) jusqu'à 1.700 m. dans le Dévoluy; dans les régions non rocheuses nous ne le considérons que comme un sub-climax entretenu par l'action dénudante du pâturage qui s'oppose à l'ecesis des espèces arbustives et forestières.

# INFLUENCE DE L'ÉTIREMENT SUR LES CELLULES VÉGÉTALES

par M. Gabriel GARNIER

(Suite)

---

Dans la partie restée encerclée pendant quatre semaines, nous avons, en supprimant les forces de traction tangentielle, empêché l'anneau fibreux de se rompre comme on le voit sur la photographie 18 (pl. XV) et les cellules sous-jacentes n'ont pas été étirées et ne se sont pas divisées : ces cellules sont un peu allongées radialement (phénomène que nous rencontrons dans d'autres tiges et sur lequel nous

reviendrons alors); le rapport  $\frac{T}{R}$  varie chez elles de  $\frac{82}{96}$  à  $\frac{55}{110}$ .

J. PITARD prétend [227, p. 152] que l'écorce située en face des régions disloquées s'accroît davantage que les éléments voisins qui demeurent plus étroits, et que cette différence d'accroissement est également manifeste dans les cellules épidermiques. Nous avons mesuré quelques cellules de l'épiderme et du tissu sous-jacent en face d'une fracture, et du côté d'une région non fracturée.

En face d'une fracture, le rapport  $\frac{T}{R}$  atteint facilement dans l'épiderme  $\frac{49}{14}$  à  $\frac{57}{16}$  c'est-à-dire 3,6 et dans le collenchyme  $\frac{46}{16}$  c'est-à-dire 2,9.

Dans la région non fracturée le même rapport dans l'épiderme ne dépasse pas  $\frac{35}{24}$  ou  $\frac{27}{10}$  c'est-à-dire 1,5 ou 1,6 et dans le collenchyme  $\frac{27}{19}$  c'est-à-dire 1,4.

Dans la partie encerclée, ces différences n'existent plus, les cel-

Iules ont sensiblement les mêmes dimensions c'est-à-dire pour l'épiderme  $\frac{22}{22}$  ou  $\frac{22}{18}$  et dans le collenchyme en moyenne  $\frac{18}{22}$ .

En résumé, nous avons vu, une fois de plus, que l'étirement tangentiel des cellules est suivi de divisions cellulaires et que si l'étirement est empêché, soit par une bague solide, soit même naturellement par une gaine fibreuse, les divisions cellulaires sont également empêchées tant que l'obstacle à l'étirement persiste.

### i) Tige de *Dahlia variabilis* Desf.

Nous avons posé à des dates différentes des bagues sur de nombreuses tiges de diamètres différents. Nous en avons étudié cinq au microscope que nous désignerons par les lettres A, B, C, D, E, dont les parties encerclées avaient respectivement pour diamètre :

A : 3 mm, 5 ; B : 7 mm, 3 ; C : 8 mm, 8 ; D : 9 mm, 1 ; E : 9 mm, 5

Nous ne décrirons pas ces cinq exemplaires ; nous n'en décrirons que deux qui présentent certaines différences : l'exemplaire A et l'exemplaire E, de diamètre 3 mm, 5 et 9 mm, 5 ; l'exemplaire B, nous ayant donné les mêmes résultats que l'exemplaire A et les exemplaires C et D que l'exemplaire E.

#### *Exemplaire A*

La tige présente dans sa partie encerclée un diamètre de 3 mm, 5 et dans la partie normale du même entre-nœud situé au-dessous de la bague, un diamètre de 7 mm, 3 environ. La bague avait été posée le 7 juin 1931 et enlevée le 24 juin.

Nous ne décrirons pas la tige normale de *Dahlia* qui se trouve étudiée un peu partout [81]. Nous rappellerons simplement qu'elle présente un épiderme formé d'une assise de cellules rectangulaires, d'une écorce externe formée de trois à quatre assises de collenchyme, les épaississements étant surtout aux quatres angles des cellules, d'une écorce interne formée de trois à quatre assises de cellules arrondies à parois minces, d'un endoderme, d'flocons de fibres sous forme de masses semi-lunaires, de faisceaux libéro-ligneux en forme de coins, des grands et des petits disposés régulièrement sur un cercle, d'une moelle et d'une grosse lacune au centre.

Dans la partie *normale* de notre exemplaire, les cellules du col-

lenchyme ont un diamètre tangentiel d'environ 28 à 32  $\mu$  et un diamètre radial de 23 à 29  $\mu$ ; quant à l'écorce interne, elle présente plus de variétés; ses cellules sensiblement isodiamétriques ont en moyenne 26  $\mu$  près de la périphérie, et 58  $\mu$  vers l'intérieur. Bien que les faisceaux libéro-ligneux paraissent isolés, le cambium a déjà fonctionné et les formations cambiales encore jeunes forment cependant un anneau continu. Les vaisseaux du bois ont des diamètres variant de 52 à 111  $\mu$ ; ce dernier chiffre s'applique aux vaisseaux les plus allongés radialement. La moelle présente une lacune centrale, pas encore très grande.

Dans la partie *encerclée*, les cellules des quatre assises du collenchyme présentent un allongement radial très marqué; alors que leur diamètre tangentiel ne varie que de 14 à 32  $\mu$ , leur diamètre radial varie, lui, de 43 à 102  $\mu$ . Le parenchyme cortical est, lui aussi, allongé radialement. Le bois présente aussi des vaisseaux allongés radialement, surtout ceux de l'intérieur (58 à 142  $\mu$ ), leur diamètre tangentiel diminuant beaucoup (20 à 27  $\mu$ ). Les vaisseaux semblent avoir été comprimés par des forces tangentielles.

La cavité médullaire, elle, se trouve avoir été comblée par la pression des tissus qui l'entourent, la moelle ayant été refoulée vers l'intérieur, jusqu'à ce que ses différentes parties soient arrivées à se rejoindre; cette jonction s'est faite suivant trois directions rayonnant à partir du centre (phot. 20, pl. XVI).

#### *Exemplaire E*

La bague a été posée le 8 juillet et enlevée le 6 septembre 1931. La partie encerclée a un diamètre de 9 mm, 5, environ, tandis que la partie normale du même entre-nœud, au-dessous de la bague, a atteint un diamètre moyen de 10 mm, 7.

Dans la partie *normale*, (phot. 21, pl. XVI), le diamètre tangentiel des cellules du collenchyme varie de 31 à 53  $\mu$  et le diamètre radial de 23 à 35  $\mu$ .

Entre les flots de fibres se trouvent des cellules non lignifiées allongées tangentiellement et divisées par des parois radiales, ces cellules atteignant facilement 108 et 135  $\mu$  dans le sens tangentiel, alors que leur diamètre radial ne dépasse pas 22 et 27  $\mu$ .

Le bois forme un anneau continu où l'on voit des faisceaux de taille différente, les plus gros (ceux qui sont surmontés d'un flot

de fibres à l'extérieur) sont situés un peu plus à l'intérieur de sorte que le liber se trouve être en partie, quelquefois totalement, enfoncé dans l'anneau ligneux. Les vaisseaux ligneux sont à peu près circulaires.

La moelle est formée de cellules isodiamétriques ; la cavité centrale est circulaire et très grande.

Dans la partie *encerclée*, ce qui nous frappe en premier lieu c'est la forme de la cavité centrale qui n'est plus circulaire. Il s'est produit un affaissement ayant pour points d'appui deux points diamétralement opposés de sorte que la cavité a pris la forme d'une lentille fortement aplatie, à peu près plan convexe. Aux deux extrémités de la cavité les cellules de la moelle sont aplatises comme si elles avaient été coincées entre des forces pressantes tangentialles.

Dans la photo 22 de la planche XVI, on voit une partie de la cavité aplatie.

Le bois est beaucoup plus compact, les vaisseaux plus rares, certains, surtout les plus internes, sont aplatis, allongés en direction radiale. L'anneau ligneux n'est plus circulaire et a la même forme que la cavité médullaire.

Les cellules réunissant les îlots de fibres situés en dehors des faisceaux et qui étaient allongées tanguellement, dans la tige normale, ne le sont plus et ne présentent plus non plus de parois radiales ; leur diamètre radial atteint 32 à 35  $\mu$  alors que leur diamètre tangentiel ne dépasse pas 94  $\mu$  et n'atteint ces chiffres que très rarement.

Quant aux cellules du collenchyme, elles sont très allongées radialement en face de l'affaissement de l'anneau ligneux et beaucoup moins en face des point d'appui. Ces cellules du collenchyme présentent de jeunes parois, disposées tanguellement, que nous appellerons secondaires et qui sont très facilement reconnaissables car elles sont très fines et n'ont pas eu le temps de devenir collenchymateuses, tandis que l'on reconnaît les parois primitives aux épaissements collenchymateux qui apparaissent sur la photographie (phot. 22, pl. XVI) comme des bandes parallèles à la périphérie. Ces cellules primitives du collenchyme, très étirées radialement, ont des dimensions variables suivant les endroits ; elles peuvent atteindre 131  $\mu$  en direction radiale, alors que leur direction tangentielle peut tomber à 21 ou 22  $\mu$ .

Nous retrouvons donc, ici, un premier résultat : c'est qu'en supprimant l'étirement tangentiel, nous avons empêché les divisions

radiales des cellules réunissant les flots de fibres ; mais, nous trouvons un autre résultat, nouveau cette fois : c'est l'allongement radial du collenchyme avec formation de parois tangentielles jeunes. Nous discuterons, plus loin, ce résultat, mais, nous sommes déjà tentés de l'expliquer ainsi : du fait des formations secondaires et de la multiplication des cellules du bois, l'anneau a tendance à s'accroître tangentiallement ; la bague l'en empêchant, il se trouve donc soumis à de très grandes forces tangentielles ; il se produit alors, en un endroit de moindre résistance, un fléchissement. Nous avons déjà expliqué comment ce fléchissement pouvait se produire dans notre chapitre sur l'Erable (voir page 78-79). Ce fléchissement du bois amènerait une traction en direction radiale sur les cellules externes : ce qui provoquerait un étirement radial de ces cellules qui se diviseraient ensuite par des parois perpendiculaires à la direction de l'étirement. On pourrait expliquer autrement l'allongement radial du collenchyme, en faisant intervenir, pour ce tissu, les forces tangentielles que nous avons supposé exister pour le bois ; les cellules comprimées latéralement s'étendraient vers les points de moindre résistance, c'est-à-dire vers la moelle. Nous discuterons cette hypothèse, sans la rejeter complètement, dans le chapitre suivant.

Dans l'exemplaire A, les faits sont analogues, mais, la cavité médullaire étant très réduite au moment où la bague fut posée, le fléchissement qui s'est fait en trois endroits a eu pour effet de combler cette cavité ; une fois celle-ci comblée, le fléchissement s'est arrêté, et, par suite, l'étirement des cellules externes consécutif à ce fléchissement ; l'étirement n'a pas eu le temps d'être suffisamment fort pour provoquer les divisions cellulaires. Les cellules ont bien été étirées, mais moins que dans l'exemplaire E ; dans ce dernier, la cavité était très grande et n'a pas pu se combler entièrement ; le fléchissement a été plus important, l'étirement aussi et les cellules se sont divisées.

Nous aurions donc, ici, modifié la direction de l'étirement qui, de tangentielle, serait devenue radiale, et provoqué des divisions cellulaires, tout à fait anormales, dès que l'étirement aurait atteint une intensité suffisante.

g) Tige d'*Helianthus annuus* L.

Nous nous sommes attaché particulièrement à l'étude de cette plante, non parce qu'elle n'avait pas été étudiée, mais, au contraire, parce que deux chercheurs qui avaient déjà expérimenté sur elle avaient trouvé des résultats différents, et nous avons cherché à expliquer la cause de cette divergence. Nous faisons ici allusion aux travaux de W. GRABERT et de Mme BLOCH (voir page 79 et 82). En effet, W. GRABERT [83] avait trouvé un allongement radial des tissus périphériques analogue à celui que nous avons trouvé pour le *Dahlia*, allongement que n'a pas trouvé Mme BLOCH. Nous nous permettons de reproduire ici quelques lignes extraites du travail de Mme BLOCH [16, p. 194-195].

« GRABERT, pour les tiges de végétaux à croissance rapide qu'il met en expérience, utilise un enveloppement de plâtre paraffiné. Il prépare un moule légèrement plus grand que la tige et formé de deux parties qui s'appliquent l'une contre l'autre et qui entourent complètement la tige. Pour rendre ce plâtre étanche, il enduit sa surface d'une solution légère de paraffine dans du xylol. Si j'insiste sur le matériel employé par GRABERT, c'est parce que ce dernier obtient des déformations anatomiques (allongement radial des cellules de la région périphérique, du collenchyme, en particulier, qui n'existent pas, chez les mêmes espèces, quand on emploie le verre. J'ai pu le constater d'une façon certaine, le hasard, — ce dieu des expérimentateurs, — m'ayant amenée à me servir aussi de la tige d'*Helianthus annuus*, alors que les expériences de GRABERT étaient inédites. Il y a concordance, en général, entre nos résultats, mais, l'altération des tissus périphériques qu'il signale ne me paraît pas explicable par une action mécanique, et ces modifications sont dues sans doute à un autre excitant (probablement chimique). »

Nous avons posé de nombreuses bagues sur ces plantes en 1931 et avons refait d'autres expériences en 1932. Ces bagues, posées à des époques différentes, ont aussi été enlevées à des époques différentes. Nous ne décrirons pas tous ces exemplaires qui n'ont eu qu'un intérêt, celui de nous donner à nous-même plus de force dans l'assermentation de notre hypothèse. Nous n'en signalerons que cinq et nous n'en décrirons que trois en détail. Pour plus de commodité, nous les dési-

gnerons par des lettres et nous mettrons, en face de chaque lettre, la date de la pose de la bague et celle de la cueillette de l'entre-nœud.

Exemplaire A. 25 mai — 16 août.

- B. 13 juin — 25 septembre.
- C. 11 juillet — 21 juillet.
- D. 11 juillet — 4 août.
- E. 12 août — 7 octobre.

La date de la récolte de nos exemplaires (à condition que la tige ait eu le temps de croître) ne semble pas avoir une très grande influence sur les phénomènes qui nous intéressent, l'exemplaire B donnant sensiblement les mêmes résultats que l'exemplaire A, l'exemplaire C que l'exemplaire D, ce dernier ressemblant plus à l'exemplaire E qu'à l'exemplaire A. Mais, il n'en est pas de même de la date de la pose de la bague, ni du diamètre de la tige.

Nous nous contenterons de décrire les exemplaires A et E qui présentent les deux types principaux de modifications, et l'exemplaire D qui, par certains points, nous aidera à appuyer nos hypothèses.

Nous ne décrirons pas la tige normale d'*Helianthus annuus*, sensiblement semblable à celle d'*Helianthus tuberosus*, cette dernière étant décrite et souvent figurée un peu partout; nous renvoyons par exemple aux ouvrages de G. MEYER [177, p. 351], G. FRON [70, p. 176, fig. 115], A. FLATTERS [63, pl. 4]. Nous nous contenterons donc de rappeler ici quelques détails.

« A l'état adulte, la tige possède des faisceaux libéro-ligneux isolés les uns des autres et s'accroissant par une assise génératrice qui fonctionne de très bonne heure dans l'intérieur de chaque faisceau, mais, assez tard dans l'intervalle » (G. FRON). — « Les faisceaux sont encore libres dans une tige de 5 mm. de diamètre, le cambium interfasciculaire n'apparaît que dans les parties de la plante dont l'épaisseur atteint 7 à 9 mm. Ce cercle est complètement fermé dans une tige de 15 mm, car, dans l'intervalle, le cambium interfasciculaire a intercalé de nouveaux faisceaux entre les anciens ». (G. MEYER).

Dans une tige âgée, « les cellules de la moelle les plus centrales sont mortes ». (G. MEYER).

« Chaque faisceau libéro-ligneux est surmonté vers l'extérieur d'un massif de fibres péricycliques constituant autant de cordons de résistance pour la tige ». (G. FRON).

*Exemplaire A*

Bague posée le 25 mai et enlevée le 16 août.

Diamètre de la partie encerclée : 4 mm. et de la partie normale en-dessous de la bague : 5 mm. 8.

La partie *normale* (phot. 23, pl. XVI) présente un épiderme formé de cellules allongées tangentially, (diamètre tangentiel 46 à 55  $\mu$ , radial 14 à 15  $\mu$ ) ; une écorce collenchymateuse vers l'extérieur, (dont les cellules de l'assise sous-épidermique mesurent en direction tangentielle 35 à 44  $\mu$  et en direction radiale 17 à 20  $\mu$ ) ; viennent, ensuite, plusieurs assises de cellules de formes variées, devenant de plus en plus grosses et lacuneuses quand on avance vers l'intérieur, allongées tangentially et présentant des divisions radiales ; ces cellules peuvent atteindre 110 à 120  $\mu$  de diamètre tangentiel.

Entre les gros faisceaux ligneux sont intercalés un grand nombre de cellules ligneuses.

La moelle présente, entre la pointe des faisceaux, des cellules allongées tangentially avec divisions radiales et pouvant atteindre 200  $\mu$  (phot. 23, pl. XVI). Elle ne présente pas de cavité en son centre.

Dans la partie *encerclée*, (phot. 24, pl. XVI) l'épiderme ne mesure que 17 à 29  $\mu$  en direction tangentielle et 20  $\mu$  en direction radiale. L'assise sous-épidermique n'a en moyenne que 20 à 21  $\mu$  de diamètre tangentiel et 20 à 23  $\mu$  de diamètre radial ; les cellules du parenchyme cortical ne sont pas allongées tangentially mais sont plutôt arrondies ; elles ne dépassent pas 58  $\mu$  de diamètre tangentiel. Pas de parois radiales dans ces cellules.

Entre les gros faisceaux du bois, il s'est intercalé beaucoup moins de cellules que dans la tige normale. Les vaisseaux internes du bois sont écrasés (comme dans la fig. 30 de W. GRABERT). Les cellules médullaires entre les pointes des faisceaux ne sont pas étirées tangentially et ne présentent pas de division : elles sont analogues à celles du reste de la moelle (phot. 24, pl. XVI).

En supprimant l'étirement tangentiel nous avons donc, encore une fois, supprimé les divisions cellulaires provoquées par cet étirement dans le parenchyme cortical et dans les cellules de la moelle situées entre les pointes des faisceaux.

Dans cette tige jeune, de faible diamètre, à moelle vivante,

et sur laquelle nous avons posé la bague très tôt, nous ne voyons pas d'allongement radial des cellules du collenchyme analogue à celui constaté par W. GRABERT : et nos résultats sont donc plutôt conformes à ceux de Mme BLOCH. Il n'en sera pas de même avec l'exemplaire suivant.

#### *Exemplaire E*

Bague posée le 12 août et enlevée le 7 octobre. Le diamètre de la partie encerclée est de 10 mm. et celui de la partie normale au-dessus de la bague : 14 mm.

Dans la partie *normale* (phot. 25, pl. XVII), les cellules du collenchyme sont allongées tangentiellement. Elles présentent, dans les assises externes, un diamètre tangentiel d'environ 55 à 90  $\mu$  et radial de 25 à 35  $\mu$ ; dans les assises plus intenses, par exemple dans la quatrième, le diamètre tangentiel est de 30 à 65  $\mu$  et le diamètre radial de 15 à 30  $\mu$ .

Dans la partie *encerclée*, dont nous donnons la photographie d'une coupe (phot. 26, pl. XVII), nous voyons deux sortes de réaction à l'encerclement. A droite de la photographie, les cellules du collenchyme sont analogues à celles observées dans l'exemplaire A. Dans les assises externes, le diamètre tangentiel des cellules varie de 30 à 50  $\mu$  et le diamètre radial de 20 à 25  $\mu$ , dans les assises plus intenses (4<sup>e</sup>), les cellules ont un diamètre tangentiel qui varie de 20 à 25  $\mu$  et un diamètre radial qui varie de 14 à 21  $\mu$ . Il n'y a pas d'allongement radial. Ce cas donne donc des résultats analogues à ceux trouvés dans l'exemplaire A, d'accord avec les observations de Mme BLOCH.

Mais dans la partie gauche de la photographie, nous voyons que les cellules du collenchyme sont très allongées radialement, allongement pouvant aller jusqu'à 130 ou 135  $\mu$ . Ces cellules présentent de plus une, deux ou trois cloisons tangentielles. Nous retombons sur les observations de W. GRABERT.

Nous verrons plus loin, en essayant d'expliquer la forme de ces cellules, que dans l'exemplaire D qui a 5 mm. seulement de diamètre, nous retrouvons quelques cellules étirées radialement, mais moins fortement.

Nous trouvons donc des déformations, tantôt comme W. GRABERT, tantôt comme Mme BLOCH, et nous pouvons déjà faire

une première constatation, c'est que si nous mettons les bagues tôt et sur des individus assez minces dans lesquels la moelle est très vivante, nous obtenons les résultats de Mme BLOCH, mais si nous les mettons plus tard et sur des exemplaires plus gros, nous retrouvons en partie les résultats de W. GRABERT. Donc il y a un rapport entre cet allongement radial et l'âge, et par conséquent l'absence de moelle. Si nous rapprochons de ces résultats que pour les expériences sur *Rosa*, *Prunus Laurocerasus* et *Cornus Mas* dans lesquels la moelle est rigide, nous n'avons pas trouvé cet allongement radial, et que chez *Dahlia* cet allongement cesse dès que la moelle est comblée, on ne peut pas nier le rôle que peut jouer, dans cet allongement, la présence, dans la moelle, d'une cavité ou de cellules mortes.

Mme BLOCH dit, dans le passage que nous avons cité plus haut, que ces déformations n'existent pas si l'on emploie du verre, mais qu'elles sont dues à la technique de W. GRABERT et probablement à une excitation chimique. Mais un auteur antérieur, F. C. NEWCOMBE, dont W. GRABERT critique une théorie dans son chapitre sur *Cucurbita Pepo*, avait décrit, en 1893 [202] et en 1894 [203], dans deux autres articles, (que ne cite plus W. GRABERT), chez des plantes variées, notamment *Althaea tauriensis*, *Urtica dioica*, *Dahlia variabilis*, *Melianthus major*, *Ricinus communis* et enfin sur le même *Cucurbita Pepo* que décrit W. GRABERT, des cellules analogues à celles signalées par W. GRABERT. F. C. NEWCOMBE avait donc trouvé des cellules allongées radialement comme W. GRABERT et avait, lui, employé du plâtre à l'eau simplement séparé de la plante par du papier fort (1) sans paraffine ni xylol : et par conséquent l'excitation chimique mise en cause par Mme BLOCH pour expliquer les résultats de W. GRABERT n'aurait pas été évoquée si Mme BLOCH avait eu connaissance du travail de F. C. NEWCOMBE. Nous avons vu qu'en employant une autre technique, caoutchouc entouré de plomb, nous avons retrouvé les résultats des deux auteurs. Mais F. C. NEWCOMBE avait aussi montré que ces allongements radiaux ne se faisaient pas toujours, mais seulement quand la résistance du centre n'était pas grande, par conséquent quand la moelle s'était déchirée ou commençait à se déchirer. Il a aussi montré qu'en

(1) When a plant organ was to be encased, an envelope of stiff paper was fitted around the object, and a thick mixture of gypsum and water poured into the mould [202, p. 3].

empêchant la tige de grossir, on empêche la formation de la cavité centrale et l'on maintient la moelle vivante.

Alors ne peut-on pas ainsi mettre d'accord les deux auteurs, 1<sup>o</sup>) la technique employée ne joue aucun rôle ; 2<sup>o</sup>) Mme BLOCH, elle, a opéré sur des tiges très jeunes. A la page 204, elle donne comme diamètres des tiges d'*Helianthus* mises dans des tubes de verre : 3 et 2 mm. et à la page 225 : 2 mm. à 2 mm. 5 (ces tiges sont plus minces par conséquent que notre exemplaire A de diamètre 4 mm.). A cet âge, la cavité médullaire n'était pas encore formée et l'étirement radial n'avait pu se faire. W. GRABERT, lui, ne donne pas le diamètre de la partie de la tige encerclée, ni l'époque de la mise en expérience, mais tout porte à croire ou bien que la tige devait être plus épaisse ou bien que le moule était plus large que la tige, et que cette dernière avait continué à croître en diamètre après la pose du moule, et alors rien d'étonnant à ce qu'il ait trouvé l'allongement que nous avons trouvé également dans nos exemplaires E, C et D.

Revenons à notre exemplaire et essayons d'expliquer cet allongement radial, l'excitation chimique proposée par Mme BLOCH étant rejetée. F. C. NEWCOMBE [202] [203] l'explique ainsi : « Quand la résistance du centre n'est pas grande et que la plante ne peut se développer radialement, les tissus croîtront vers le centre » [202, p. 49] ; « les cellules corticales enfonçant vers le centre toutes les cellules qui se trouvent plus à l'intérieur obligent ainsi toutes les autres cellules à s'allonger dans le sens radial (p. 29) ».

W. GRABERT aussi explique cet allongement par une croissance des tissus corticaux vers le point de moindre résistance.

Ces explications ne nous paraissent pas du tout invraisemblables et il nous semble même très tentant d'expliquer, par cette croissance vers le point de moindre résistance, l'allongement des tissus corticaux : il est probable que ce processus doit jouer, mais est-il seul ? C'est, nous semble-t-il, donner une trop grande part aux tissus corticaux, car, dans les tiges normales, les tissus périphériques ont généralement une croissance plutôt passive provoquée par une traction tangentielle (comme le montre leur forme elle-même) due au fonctionnement de l'assise libéro-ligneuse. Admettre que ce sont ces cellules corticales (qui normalement ne s'allongent que le juste nécessaire pour permettre à la tige de grossir) qui poussent l'anneau ligneux vers le centre, nous paraît un peu exagéré, car, le collenchyme a une division

plus passive, provoquée par la multiplication des assises plus internes : nous préférons donc attribuer plus d'importance aux divisions de l'assise génératrice libéro-ligneuse qui, devant normalement se diviser, se divise dès qu'elle le peut, et il est plus vraisemblable que ce sont les cellules produites par cette assise qui, en se multipliant, provoquent le fléchissement du bois vers le point de moindre résistance. Elles ont moins de mal que les cellules du collenchyme à écraser la cavité, et nous préférons recourir à l'explication que nous avons donnée pour le *Dahlia* : par l'intercalation des nouvelles cellules du bois, il se produit de grandes forces tangentielles dans l'anneau ligneux qui finit par flétrir en un ou plusieurs endroits, d'où traction sur les tissus externes.

Dans la photographie de notre exemplaire E d'*Helianthus*, nous voyons un de ces fléchissements. La moitié gauche a fléchi, la moitié droite restant fixe, et la charnière ayant lieu au milieu de la coupe. A cet endroit, les pointes des faisceaux arrivent à se toucher. Le collenchyme de la partie gauche est étiré radialement, celui de la partie droite ne l'est pas (phot. 26, pl. XVII).

#### *Exemplaire D*

Bague posée le 11 juillet et enlevée le 4 août.

Diamètre de la partie encerclée : environ 5 mm., diamètre de la partie normale au-dessus de la bague : 7 mm. 2.

Nous ne décrirons pas la partie normale, nous nous contenterons d'en donner une photographie (phot. n° 27, pl. XVII). Mais, nous tenons à signaler, dans la tige encerclée, un fait qui nous semble intéressant. Nous observons, en effet, dans la partie comprimée, des fléchissements de l'anneau ligneux. Deux cas peuvent se présenter : ou bien le ou les paquets de fibres extérieures sont entraînés par le fléchissement du bois et le suivent dans son mouvement : il se produit alors une traction sur le collenchyme extérieur qui se trouve étiré radialement et se divise par des parois tangentielles (phot. n° 28, pl. XVII) ou bien le ou les paquets de fibres, qui «constituent autant de cordons de résistance pour la tige» (G. FRON p. 177), ne cèdent pas : alors les tissus situés entre ces fibres et le bois se déchirent sous l'action de la traction et il se produit une lacune à cet endroit. On voit sur la photographie n° 29 (pl. XVII) cette lacune et les cellules,

entourant l'îlot de fibres, étirées et tendues montrant bien qu'il y a eu traction. A l'extérieur de ces paquets de fibres, qui n'ont pas cédé, les cellules ne sont pas étirées radialement (phot. n° 29, pl. XVII).

On pourrait être tenté de dire que ce sont les cellules du collenchyme qui, en croissant, à droite et à gauche de ces îlots de fibres, amèneraient cette traction des tissus bordant ces îlots, mais la photographie 30 (pl. XVIII) qui représente un début de fléchissement et de déchirure ne montre pas encore de collenchyme allongé radialement ; les tissus corticaux ont suivi le fléchissement mais pas l'îlot de fibres.

En résumé, sur des tiges jeunes à moelle vivante non déchirée, nous observons comme conséquence de la présence de la bague une suppression de l'étirement tangentiel et des divisions cellulaires qui en résultaient, mais aucun allongement radial du collenchyme (phot. 24, pl. XVI). Sur des tiges âgées, à moelle déchirée, nous observons un large fléchissement de l'anneau ligneux et, en face de ce fléchissement, un étirement radial des cellules du collenchyme et des divisions de ces cellules par des parois tangentielles (phot. 26, pl. XVII). Sur des tiges intermédiaires nous voyons des débuts de fléchissement locaux. Si les paquets de fibres péricycliques qui font résistance sont entraînés dans ce fléchissement, il y a allongement du collenchyme extérieur à ces paquets de fibres (phot. 28, pl. XVII) ; si ces cordons de fibres résistent, le collenchyme n'est pas étiré : mais l'on voit des cellules bordant ces îlots de fibres fortement étirées, indiquant qu'il y a eu traction, et il se produit des déchirures du tissu situé entre les fibres et le bois (phot. 29 et 30, pl. XVII).

On pourrait se demander pourquoi c'est le collenchyme seul qui se divise. Il nous est difficile de répondre : est-ce une question d'élasticité de la membrane ou est-ce parce que les cellules du collenchyme « contiennent pendant très longtemps un protoplasme vivant ou susceptible de vie » ? (E. GILTAY [80], p. 453).

Notons, en passant, que dans plusieurs tiges d'*Helianthus* encerclées, nous avons observé des racines adventives dans le bourrelet au-dessus de la bague, fait qu'avait déjà signalé d'ailleurs Mme BLOCH ; on les voit, nettement, dans la photographie n° 7 (pl.

XIII) représentant une bague en place ; ces racines font saillie en-dessous du caoutchouc qui dépasse l'anneau de plomb. Le procédé qui consiste à provoquer des racines adventives, en baguant avec un anneau métallique des pousses jeunes, est d'ailleurs tombé dans la pratique et est utilisé pour la multiplication des végétaux ligneux, notamment à Berlin et en Argentine [117].

h) *Tige de Datura Stramonium L.*

Les résultats de nos expériences étant analogues dans les différents exemplaires, nous ne parlerons que de deux d'entre eux.

La description anatomique des tiges normales de Solanées se trouvant dans de nombreux ouvrages, nous renvoyons à ces derniers pour les détails, notamment à G. FRON [70] et à F. FEDDE [61].

Nous rappellerons simplement que l'épiderme a une cuticule mince, que le parenchyme cortical, collenchymateux vers l'extérieur, possède des cellules internes plus grandes que les autres, que le péricycle présente des fibres en petit nombre et lignifiées tardivement, que les faisceaux libéro-ligneux sont réunis de bonne heure par une assise génératrice continue, que les vaisseaux ligneux les premiers formés sont comprimés par les cellules de parenchyme ligneux avoisinants et sont quelquefois écrasés.

*Exemplaire A.*

Bague posée le 12 août, cueillie le 14 septembre. Le diamètre de la partie encerclée est de 9 mm., celui de la partie normale au-dessous de la bague est de 12 mm.

Nous avons affaire, ici, à un exemplaire très vigoureux ; l'anneau ligneux est très important.

La partie *normale* présente une cavité circulaire au centre de la moelle.

L'épiderme est étiré tangentiellement et présente, dans les cellules les plus allongées, de jeunes parois radiales (phot. 31, pl. XVIII), le diamètre de ces cellules varie radialement de 16 à 27  $\mu$ , alors que, tangentiellement, il atteint souvent 87  $\mu$ . Nous retrouvons encore, ici, des cellules épidermiques étirées tangentiellement et qui se sont divisées à la suite de cet étirement.

L'assise sous-épidermique a des cellules bien plus grosses, mais qui sont aussi beaucoup plus allongées tangentially que radialement et qui montrent, du moins les plus allongées, de jeunes parois radiales ; les cellules de l'assise sous-épidermique ont un diamètre radial variant de 28 à 46  $\mu$  alors que le diamètre tangentiel varie de 45 à 114  $\mu$ . Les cellules des assises plus internes du collenchyme sont moins allongées que celles de l'épiderme ou de l'assise sous-épidermique ; mais le diamètre tangentiel l'emporte encore sur le diamètre radial. Dans une assise située au milieu du collenchyme, le rapport du diamètre tangentiel au diamètre radial des cellules varie de  $\frac{45}{37}$  à  $\frac{57}{30}$  et pour l'assise la plus interne du collenchyme de  $\frac{75}{48}$  à  $\frac{184}{71}$ .

Le parenchyme cortical interne a de grosses cellules de taille variable, quelques unes isodiamétriques  $\frac{164}{164}$ , les autres étirées tangentially : le rapport  $\frac{T}{R}$  pouvant atteindre  $\frac{274}{68}$ .

Les fibres péricycliques sont rares, quelques unes sont étirées tangentially ( $\frac{T}{R} = \frac{35}{8}$ ) ; les cellules à membranes cellulosiques qui réunissent ces fibres entre elles ont subi, elles, un étirement considérable (phot. 32, pl. XVIII) et présentent quelquefois une paroi dirigée radialement ; les plus étirées ont leur rapport  $\frac{T}{R}$  pouvant atteindre  $\frac{262}{22} = 11,9$  ou  $\frac{205}{16} = 12,8$  (dans ce dernier cas, la cellule présente une jeune paroi radiale).

L'épaisseur totale de l'anneau libérien est d'environ 274  $\mu$ , celle du bois d'environ 1590  $\mu$ .

Les cellules de la moelle sont isodiamétriques.

Passons, maintenant, à la partie *encerclée*. Ce qui nous frappe, au premier coup d'œil, c'est (phot. n° 33, pl. XVIII) un fléchissement du bois et un aplatissement de la cavité médullaire en-dessous du fléchissement. Ce fléchissement s'est fait en prenant appui sur deux points diaméralement opposés. Les cellules les plus centrales de la

moelle sont aplatis, et allongées radialement en face de ces deux points.

Nous décrirons, en même temps, les tissus de la partie non-infléchie et ceux qui sont situés en face du fléchissement.

Les cellules de l'épiderme sont peu allongées tangentiellement, le rapport  $\frac{T}{R}$  de leurs diamètres tangentiel et radial varie de  $\frac{24}{30}$  à  $\frac{38}{21}$  du côté non infléchi ; du côté du fléchissement, le rapport  $\frac{T}{R}$  varie généralement de  $\frac{27}{27}$  à  $\frac{38}{35}$  ; il peut atteindre, assez rarement,  $\frac{65}{38}$ . On

ne voit plus de jeunes parois radiales, ni du côté du fléchissement, ni du côté non infléchi ; nous avons donc, en supprimant l'étirement tangentiel, supprimé les divisions cellulaires.

Dans l'assise sous-épidermique, du côté qui n'a pas fléchi, le rapport  $\frac{T}{R}$  est en moyenne  $\frac{35}{27}$  ; du côté du fléchissement, il varie de  $\frac{27}{32}$  à  $\frac{81}{46}$ . Comme pour l'épiderme, on ne trouve plus, ici non plus, de parois radiales dans cette assise. Dans les assises plus internes du collenchyme, ce rapport varie, du côté non infléchi de  $\frac{18}{18}$  à  $\frac{54}{49}$ , alors que du côté du fléchissement il varie de  $\frac{37}{45}$  à  $\frac{54}{84}$  les cellules sont donc plus allongées radialement du côté du fléchissement.

Le parenchyme cortical interne a ses cellules plus allongées en direction tangentielle du côté qui n'a pas fléchi ; du côté du fléchissement, elles sont sensiblement isodiamétriques.

Les fibres sont beaucoup moins étirées tangentiellement  $\frac{T}{R} = \frac{30}{14}$  et le sont beaucoup plus rarement. Il en est de même des cellules qui réunissent les fibres ; alors que dans la tige normale le rapport  $\frac{T}{R}$  de leurs dimensions atteignait 11,9 et 12,8, ici il ne dépasse pas 2,6 dans la partie non fléchie et 6,5 du côté du fléchissement.

L'épaisseur du liber est d'environ  $219\ \mu$  du côté non fléchi et  $343\ \mu$  du côté fléchi, et celle du bois  $1.030\ \mu$  du côté non fléchi et

1580  $\mu$  en moyenne du côté du fléchissement. Le bois est beaucoup plus compact du côté non fléchi, les cellules et les vaisseaux sont plus petits.

De toutes les mesures précédentes, il résulte qu'aux deux extrémités du grand diamètre de la cavité centrale, les cellules sont plus petites, celles du bois surtout, et donnent l'impression que la multiplication du liber et surtout du bois s'est traduite par de grandes forces tangentialles. Ces forces ont eu pour effet, comme nous avons déjà essayé de l'expliquer pour l'Erable et l'*Helianthus*, de provoquer un fléchissement du bois qui a nécessité deux points d'appui, ici diamétralement opposés ; les cellules aux deux extrémités du grand diamètre, plus comprimées que les autres, se sont moins développées.

Le fléchissement du bois a ensuite refoulé, en partie, la moelle dans la cavité, ce qui a amené, également, une pression sur les cellules médullaires aux deux extrémités du grand axe de la cavité ; le fléchissement du bois aurait, de plus, entraîné radialement les cellules corticales, ou du moins leur aurait permis de s'accroître dans la seule direction où elles pouvaient le faire, c'est-à-dire radialement ; les cellules corticales du côté qui n'a pas fléchi, elles, n'ont pas eu cette possibilité et sont, en quelque sorte, restées dans l'état où elles étaient au moment de la pose de la bague. Elles n'ont pas pu s'accroître tanguellement, puisque l'étirement tangentiel était supprimé par la bague, et, bien que soumises, peut-être, à des forces pressantes tangentialles, elles ne se sont pas non plus développées radialement à cause de la résistance de l'anneau ligneux qui, dans cet endroit, servait de point d'appui au mouvement de fléchissement et se trouvait immobilisé entre des forces tangentialles pressantes opposées.

(A suivre)

# RECHERCHES ÉCOLOGIQUES

## SUR LA FLORE DES FLAQUES

## DU LITTORAL DE L'OCÉAN ATLANTIQUE

## ET DE LA MANCHE

par M. Ad. DAVY DE VIRVILLE

---

### INTRODUCTION

La mer, en se retirant deux fois par jour de nos côtes, laisse à découvert un grand nombre de flaques, là où l'eau de mer se trouve retenue dans les anfractuosités du sable ou du rocher. Ces cuvettes, à partir du moment où elles sont abandonnées par le flot, sont comparables à des réservoirs isolés, dans lesquels l'eau de mer présente des modifications physico-chimiques variables avec la situation, la capacité et surtout la flore qui s'y développe. Celle-ci, en effet, n'est pas la même sur les rochers qui assèchent à chaque marée que dans les cuvettes où, par suite de la persistance de l'eau de mer, les Algues marines vivent constamment immergées et se trouvent ainsi dans des conditions écologiques très particulières et comparables, pourrait-on croire à celles réalisées plus profondément dans la zone qui n'est jamais abandonnée par le flot. Cette supposition toute naturelle est d'ailleurs loin de correspondre entièrement à la réalité. En effet, sur le littoral de la Méditerranée, où malgré l'absence de marée on peut néanmoins observer un certain nombre de flaques que nous avons récemment étudiées sur le littoral

rocheux des Pyrénées-Orientales, en collaboration avec J. FELDMANN (1), nous avons déjà constaté qu'on pouvait, en fait, distinguer deux types de flaques : d'une part, les flaques à Chlorophycées, peuplées d'Algues vertes, dans lesquelles la température, la salinité et surtout l'alcalinité présentaient chaque jour des variations importantes ; d'autre part, les flaques à Phéophycées et à Floridées, peuplées d'Algues brunes ou rouges, dans lesquelles ces divers facteurs, au contraire, se maintenaient beaucoup plus constants.

Il nous a semblé particulièrement intéressant d'étendre ces recherches aux flaques du littoral de l'Océan Atlantique et de la Manche. Là, en effet, par suite de l'existence d'une marée qui, en certains points et à certaines époques de l'année, atteint une amplitude très grande, les côtes peuvent assécher parfois sur plusieurs kilomètres de largeur, ou fréquemment, en tout cas, sur plusieurs centaines de mètres. On comprend que, dans ces conditions, les flaques soient beaucoup plus nombreuses sur le littoral de l'Océan que sur celui de la Méditerranée. De plus, elles sont situées à des niveaux très différents, dans des zones de végétation bien distinctes et dans des conditions écologiques extrêmement variées : établies sur le sable ou sur le rocher ; abritées du flot ou, au contraire, exposées aux vagues et balayées par les courants ; longuement ensoleillées ou situées au fond de fentes obscures ; recouvertes puis abandonnées chaque jour par la mer ou asséchant seulement pendant quelques heures lors des plus grandes marées. Leur dimension et leur configuration sont également des plus variables. Les unes sont étendues et peu profondes ; d'autres, au contraire, sont étroites et atteignent une assez grande profondeur. Ordinairement le niveau de la mer y reste constant : mais si la roche est fissurée, il s'abaisse plus ou moins vite. Enfin, on peut les observer à partir du moment où elles sont abandonnées par la mer : ce qui se produit successivement à n'importe quelle heure de la journée variable avec celle de la marée dans la station considérée. De plus, en raison de la grande diversité des conditions écologiques où elles se trouvent placées, les

(1) J. FELDMANN et Ad. DAVY de VIRVILLE : Sur les relations entre les conditions physiques et la flore des flaques littorales de la côte des Albères. (*C. R. Ac. des Sc.*, T. 197, pp. 870-871, 1933.) — Les conditions physiques et la végétation des flaques littorales de la côte des Albères. (*Rev. gén. de Bot.*, T. 45, pp. 621-654, 8 fig. et pl. XX-XXIV, 1933.)

flaques du littoral de l'Océan Atlantique et de la Manche ont une flore beaucoup plus riche que celle de la Méditerranée. De fait, la plupart des algues signalées sur les côtes atlantiques peuvent vivre dans les cuvettes et même beaucoup d'espèces ne se rencontrent que dans cette station où elles restent toujours immergées. Leur nombre est d'ailleurs, d'autant plus grand que les flaques découvrent plus rarement et moins longtemps, autrement dit qu'elles sont situées à un niveau plus inférieur. Enfin, sur les côtes battues, les flaques constituent de véritables refuges pour les algues où celles-ci se trouvent relativement à l'abri de la violence des vagues qui, ailleurs, les arracherait du rocher.

Pour toutes ces raisons, il nous a paru intéressant d'entreprendre leur étude et de rechercher quelles étaient les modifications physico-chimiques qui se produisaient dans l'eau de ces flaques à partir du moment où la mer les quitte et de voir si elles n'étaient pas en relation avec la flore si variée qu'elles renferment.

Contrairement à ce qu'on pourrait croire, si de nombreuses et importantes recherches ont été faites sur les variations du pH de l'eau de mer qu'on trouvera résumées dans les Mémoires fondamentaux de LEGENDRE (1) et de LABBÉ (2), par contre les travaux sur la flore des flaques marines étudiée en relation avec leurs conditions écologiques sont épars et peu nombreux. Ayant résumé les principaux résultats acquis sur cette question dans notre travail sur la flore et les conditions physiques des flaques du littoral des Albères, nous ne pouvons qu'y renvoyer le lecteur. Nous aurons du reste occasion, à diverses reprises de rapprocher, de celles de nos devanciers, nos observations sur ce sujet qui ont déjà été résumées dans plusieurs publications (3).

(1) R. LEGENDRE : La concentration en ions hydrogène de l'eau de mer. Le pH. Méthodes de mesure, importance océanographique, géologique et biologique. 1 vol. VII-287 pp. et 29 fig. (Paris, *Les Presses Universitaires*, 1925.)

(2) Alph. LABBÉ : La notion du pH en Océanographie et en Biologie marine. (*Ann. de l'Inst. Océan.*, T. XII, fasc. V, pp. 217-334, 1932.)

(3) Ad. DAVY DE VIRVILLE. — La flore et les conditions physiques des flaques du littoral de l'Océan Atlantique et de la Manche. (*C. R. Ac. des Sc.*, T. 197, pp. 870-871, 1933.) — Observations et expériences sur les variations de l'alcalinité dans les flaques littorales (*C. R. Ac. des Sc.*, T. 198, pp. 1178-1179, 1934.) — Sur les principaux types de flaques du littoral atlantique. (*C. R. Ac. des Sc.*, T. 199, pp. 734-736, 1934.)

Signalons toutefois que, depuis lors, R. LAMI (1) a publié, sur ce sujet, une note renfermant d'intéressantes observations. Il a signalé que les cuvettes littorales, à partir du moment où elles étaient abandonnées par le flot, cessaient de constituer un milieu homogène et que leur température, leur salinité et leur alcalinité présentaient localement des variations parfois importantes en relation avec la nature et la répartition des algues que l'on y rencontrait. L'auteur en donne 4 exemples : voici les deux cas les plus caractéristiques.

Dans une cuvette de la zone moyenne, à fond de gravier, de 3 mètres carrés de surface et 0 m. 25 de profondeur, peuplée de *Scytoziphon Lomentaria*, *Polysiphonia Brodiei*, *Phyllitis Fascia* et de Mélobésières, la température mesurait 10° et le pH 8,6 au centre, alors que, dans une touffe de *Polysiphonia*, si la température demeurait identique, le pH atteignait 8,0.

Dans une autre cuvette ensoleillée de la zone moyenne, peuplée de *Bifurcaria tuberculata*, *Monostroma Grevillei*, Corallines et Mélobésières abondantes, et aussi de *Laminaria saccharina* et de rares *Halidrys siliquosa*, R. LAMI a observé une température de 9° et un pH de 8,6 parmi les *Bifurcaria*, alors que ces facteurs s'élevaient respectivement à 11° et 8,9 parmi les *Monostroma* (qui sont des Algues vertes). Si on remarque que ces observations ont été faites en mars, c'est-à-dire à une époque de l'année où les variations de température de l'eau, dans les flaques, sont encore relativement faibles, on sera encore plus convaincu de l'hétérogénéité des cuvettes au point de vue de la température, de la salinité, de l'alcalinité et aussi de la teneur en oxygène. Aussi, bien que n'ayant fait que quelques observations à ce sujet, sachant que cet auteur s'intéressait à cette question, nous ne pouvons que confirmer entièrement ces résultats. Cette hétérogénéité qui se produit dans l'eau des cuvettes littorales est aussi sans doute, comme l'a bien vu LAMI, une des raisons pour lesquelles les algues sont souvent localisées sur les bords des flaques où elles forment une ceinture plus ou moins large : alors que, plus bas, elles font défaut. De même elle contribue à expliquer le blanchissement et la mort des Algues calcaires au

(1) LAMI (R.). — Sur l'hétérogénéité de quelques caractères physiques des cuvettes littorales. (*C. R. Ac. des Sc.*, T. 198, pp. 1528-1529, 1934.)

voisinage du niveau de l'eau qui peut aussi, du reste, être déterminée par l'émergence des algues qui se produit presque toujours en été, dans les cuvettes supérieures, par suite de l'évaporation intense de l'eau sous l'action de la radiation solaire alors très vive (1).

Le plan suivi dans ce travail sera le suivant. Nous ferons d'abord connaître la situation et la géologie des diverses stations où nous avons fait nos observations. Puis nous indiquerons la technique que nous avons suivie. Nous étudierons ensuite les variations de température et de l'alcalinité de l'eau de mer au large et sur la côte. Enfin nous donnerons les observations que nous avons prises dans un grand nombre de flaques que, d'après leur flore et leur écologie particulières, nous avons été amené à classer de la manière suivante : 1<sup>o</sup> les flaques à Chlorophycées ; 2<sup>o</sup> les flaques à Algues calcaires ; 3<sup>o</sup> les flaques à Phéophycées et à Floridées ; 4<sup>o</sup> les flaques à Phéophycées et à Floridées mélangées aux Chlorophycées ; 5<sup>o</sup> les flaques à Floridées ; 6<sup>o</sup> les flaques à Zostères. Nous terminerons en donnant les conclusions qui résultent de ces observations et de nos expériences.

Nous nous faisons un agréable devoir de remercier tous ceux qui, à un titre quelconque, ont favorisé ces recherches. M. le Pr MOLLIARD, Membre de l'Institut et M. le Pr GUILLIERMOND ont bien voulu s'intéresser à ce travail et nous accorder toutes facilités pour le mener à bonne fin. En particulier, c'est à leur intervention, ainsi qu'à celle de M. MANGIN, que nous devons la subvention de la Caisse nationale des Sciences qui nous a permis d'illustrer ce Mémoire. M. le Pr SAUVAGEAU, Correspondant de l'Institut, a bien voulu nous envoyer quelques renseignements sur les Algues de Guéthary. Nous tenons aussi à exprimer notre vive reconnaissance à M. le Pr GRUVEL, Directeur du Laboratoire maritime de Saint-Servan, qui nous autorisa à prendre part à diverses croisières à bord du *St-Maudéz*, le nouveau bateau du laboratoire, ainsi qu'à M. Ed. FISCHER-PIETTE, organisateur de ces croisières qui nous ont grandement favorisé notre travail. Mme LEMOINE, MM. HAMEL, FELDMANN et

(1) Robert LAMI. — Sur l'hétérogénéité saline de l'eau des cuvettes littorales pendant les pluies. (*C. R. Ac. des Sc.*, T. 192, pp. 1579-1580, 1931.)

LAMI nous ont aidé dans la détermination de diverses Algues litiéreuses. Nous devons à MM. OBATON et GAUTHERET quelques-unes des photographies qui illustrent ce travail et qu'on trouvera reproduites sous leur signature. De plus M. GAUTHERET a fait, d'après nos indications, quelques mesures de température et d'alcalinité de l'eau de mer à Guéthary. Notre ami ROBERT CHÉRON qui nous accompagna, à diverses reprises, à l'île de Cézembre, a droit à tous nos remerciements pour l'aide précieuse qu'il nous a apportée, ainsi que MM. BEAUVAISS et BUET.

### STATIONS ÉTUDIÉES.

Nos observations ont été faites, aux différentes saisons de l'année, sur les côtes de la Manche et sur celles de l'Océan Atlantique (1).

Dans la Manche, nous avons pu explorer plusieurs points de la Baie de St-Brieuc, ainsi que divers récifs situés au large de cette baie, lors de la première croisière du *St-Maudez*. C'est ainsi que nous avons successivement visité : le 6 août 1933, le rocher microgranulitique du Verdelet, situé en face du Val-André ; le 7 août, le Grand-Léjon, écueil surmonté d'un phare et situé à environ 15 km. en mer, au large de St-Quay (Côtes-du-Nord) ; il est constitué, d'après Ed. FISCHER-PIETTE, par un plateau rocheux de porphyrite d'environ 150 m. recouvert à toutes les marées ; le 8 août 1933, nous étions à la Pointe de Pordic : là affleurent des roches micacées compactes de couleur foncée, à cassure conchoïde où des lits violacés de grès lustrés alternent avec des lits verdâtres de schistes micacés ; la roche étant très lisse, il est impossible aux organismes de se fixer en dehors des flaques : la plupart très plates et larges, ou de forme allongée, localisées dans les rainures formées par les strates de la roche taillée en gradins. Enfin le 9 août, nous débarquions au Cap d'Erquy, formé par les célèbres grès roses feldspathiques, à grain grossier, en couches peu inclinées.

(1) Pour la géologie des régions étudiées, nous avons consulté les feuilles suivantes de la carte géologique de France au 1/80.000<sup>e</sup> : n° 16, les Pieux ; n° 59, St-Brieuc ; n° 60, Dinan ; n° 226, Bayonne. — M. Bigot, Correspondant de l'Institut, a bien voulu également nous documenter sur place, sur la géologie des îles anglo-normandes sur laquelle il a, du reste, publié divers travaux. Nous l'en remercions vivement.

De même, au cours de l'été 1934, nous avons pu, toujours à bord du *St-Maudez*, faire quelques mesures aux îles anglo-normandes : le 24 août, à l'île Lihou, située à l'W.-N. W. de l'île de Guernesey, à laquelle elle est d'ailleurs réunie par un seuil d'environ 400 m. recouvrant à toutes les marées. Nos observations ont été faites sur la côte Ouest de cette île qui mesure environ 200 m. de long sur 400 m. de large, constituée par du gneiss granitoïde et de la diabase. Le 25 août, nous étions sur l'île de Jethou, gros récif de forme arrondie de 500 m. de long sur 700 m. de large, situé à près de 5 km. en mer à l'E. de Guernesey, et formé par du granit à amphibole. Nous avons fait la marée dans une anse qui ouvre au Sud-Est de l'île, en contre-bas de la Grande Fauconnière. Le 26 août 1934, nous sommes allé à l'île de Sercq, située à environ 12 km. en mer à l'E.-S. E. de Guernesey, et mesurant 5 km. de long (y compris le Petit-Sercq) sur 2 km. 1/2 de large. A l'endroit où ont porté nos observations, c'est-à-dire dans les flaques situées à l'entrée des célèbres grottes du Gouliot, affleurent des micaschistes en strates presque horizontales. Enfin, nous avons fait diverses mesures, le 27 août 1934, dans les herbiers de la côte N.-W. de l'île de Herm, située à 4 km. en mer, à l'E. de Guernesey, et mesurant un peu plus de 2 km. de long sur 1/2 km. de large. L'île est formée, comme à Jethou, de granit à amphibole. Nous avons aussi exploré, pendant les mois d'août 1933 et 1934, ainsi qu'en mars 1934, le littoral de la Rade de St-Malo, constitué par de la granulite feuilletée passant aux gneiss granulitiques lardés de filons de diabase de couleur sombre qui, plus tendres que la roche encaissante et déblayés par l'abrasion marine, ont déterminé la formation de grottes ou de coupures profondes entre les rochers, permettant ainsi l'établissement de flaques obscures peuplées de Floridées. Nous avons ainsi visité, en allant de l'Ouest vers l'Est : la Pointe du Décollé, à environ 1.500 m. de St-Lunaire ; le Grand-Vidé, à 1 km. de St-Enogat, non loin de Dinard ; les rochers de la Cité, à St-Servan ; ceux du Grand-Bey, du Petit-Bey et du Fort National, en face de St-Malo ; enfin la Pointe Bénard, au-delà du Hâvre de Rothéneuf, à 7 km. au N.-E. de St-Malo.

Mais c'est surtout à l'île de Cézembre, située à environ 5 km. en mer au large de cette ville et juste au milieu de l'arc de cercle de

récifs qui délimite la Rade de St-Malo, qu'ont été faites nos observations. Longue de 500 m. et large de 200 m. environ, l'île de Cézembre forme une sorte de quadrilatère orienté de l'Est à l'Ouest dans le sens de la largeur. Aussi les deux côtes les plus importantes sont-elles orientées : l'une vers le Sud et regardant le continent, donc abritée ; l'autre, au contraire, exposée au Nord et directement frappée par la houle du large, donc très battue, surtout aux pointes. L'île est entièrement constituée par la même granulite que celle qui affleure sur le littoral de la Rade de St-Malo. Elle est traversée par plusieurs filons de diabase qui, plus rapidement rongés par la mer que la granulite, ont déterminé, sur la côte Nord, la formation d'anses rocheuses et aussi de couloirs obscurs occupés par des flaques à Floridées. Cet îlot était particulièrement favorable à ces recherches d'écologie marine. La variété des stations qu'il présente sur un faible espace, la possibilité d'observer les divers types de cuvettes à partir du moment où la mer les abandonne (alors que, sur le littoral de la Rade de St-Malo, la plupart des rochers, séparés du rivage par un seuil sableux, tel le Grand-Bey, ne sont malheureusement accessibles qu'un certain temps après la haute-mer), son isolement et, par suite, la possibilité de laisser sur place des appareils de mesure sans crainte de les voir dérangés par des importuns, en faisaient une station de choix pour ce genre de travail. C'est là en particulier qu'ont été faites toutes les mesures suivies de température et d'alcalinité relatives aux flaques à Chlorophycées : d'abord au mois d'août 1933, puis en décembre de la même année, ainsi qu'aux mois de janvier, février, avril et septembre 1934. A ce propos, nous nous permettons de souligner l'intérêt des mesures ainsi faites en plein hiver, au bord de la mer, au moment où beaucoup d'algues commencent à apparaître ou, comme les Mélobésées, sont en plein développement. Cette saison se montre donc particulièrement favorable à l'étude écologique de la flore marine. Or, c'est presque uniquement au printemps, et surtout en été, que les Naturalistes viennent explorer la côte : si bien que l'on ne connaît encore qu'imparfaitement la vie des algues en plein hiver.

Il n'est sans doute pas inutile de faire connaître maintenant les traits les plus caractéristiques de la végétation que l'on observe sur toutes ces côtes : d'autant plus que nous aurons constamment

à y faire allusion dans le courant de ce travail. Le fait fondamental est le suivant. A un niveau déterminé, et sur une hauteur qui est fonction de l'amplitude de la marée au point considéré, un certain nombre de végétaux sont si nombreux, parfois même exclusifs, qu'ils constituent de véritables zones ou ceintures de végétation. Les unes se retrouvent à peu près sur toutes les côtes rocheuses : ce sont, en les énumérant dans l'ordre où on les rencontre en descendant du rivage vers la basse-mer : les zones du *Xanthoria parietina*, puis celle du *Caloplaca marina*, *Verrucaria Maura*, *Pelvetia canaliculata*, *Fucus platycarpus*, *Fucus vesiculosus*, *Fucus serratus*, et enfin des Laminaires. En raison de leur constance relative, nous avons précédemment proposé de les appeler : *zones fondamentales*. Les autres, au contraire, ne se rencontrent d'ailleurs parfois presque aussi fréquemment que les précédentes que dans certaines conditions écologiques : ce sont les *zones de remplacement*. Certaines sont particulières aux côtes abritées : telles sont les zones du *Lichina confinis* qui s'observe entre le *Verrucaria Maura* et le *Pelvetia canaliculata* et de l'*Ascophyllum nodosum* qui peut se développer dans l'intervalle habituellement occupé par les trois *Fucus* : *platycarpus*, *vesiculosus* et même *serratus*. Les autres ne se rencontrent que sur les côtes battues : telle est la zone du *Lichina pygmaea* (en dessous du *Lichina confinis*) et celle du *Rivularia bullata* dont les petites vésicules gélatineuses, de couleur vert-bleuâtre, forment, sur les rochers dénudés, du mois de juillet au mois d'octobre, des mouchetures caractéristiques, à l'emplacement habituellement occupé par les Fucacées. Certaines enfin ne se rencontrent que sur les côtes au voisinage desquelles on observe un rapide approfondissement de la mer, c'est-à-dire à l'extrémité du Cotentin et du Finistère : telle est la zone de l'*Himanthalia lorea* et du *Bifurcaria tuberculata* que nous avons bien observée aux îles anglo-normandes : ce qui nous a permis de faire une série de mesures dans le type de flaques caractérisées par la présence de ces deux espèces. Ce sont là des *zones de remplacement géographiques* (1).

(1) La répartition de ces deux espèces, sur les côtes françaises de la Manche, a fait récemment l'objet de travaux très intéressants dus à Ed. FISCHER-PIETTE : Sur la répartition de quelques espèces marines sessiles, le long des côtes et dans les îles de la Manche. (*C. R. Soc. de Biog.*, Mai 1932, pp. 33-34.) — Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et des îles de la

Ces diverses zones d'ailleurs ne sont bien développées que si le littoral est rocheux ou simplement parsemé de blocs assez volumineux pour servir de support aux algues : ce qui est de beaucoup le cas le plus fréquent. Sur les plages de sable, on n'observe, en effet, du moins dans la région supérieure qui assèche longuement, chaque jour, à toutes les marées, à peu près aucune végétation. Par contre, plus bas, se développent fréquemment des herbiers de *Zostères* dont nous avons spécialement étudié les flaques.

On retrouve cette flore marine, avec des caractères à peu près identiques, tout le long des côtes du Massif armoricain baignées par l'Océan Atlantique : et les observations que nous aurions pu y faire n'auraient pas différé sensiblement de celles que nous avons entreprises sur le littoral de la Manche (1).

Manche, de Lannion à Fécamp. (*Ann. de l'Inst. océan.*, T. XII, fasc. IV, pp. 107-213, et 17 cartes, 1932.) Cet auteur a constaté que ces deux espèces avaient à peu près la même répartition : rares et localisées dans les cuvettes au fond du golfe normanno-breton, elles deviennent de plus en plus communes et colonisent les rochers exondables, à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité du Finistère ou du Cotentin. Il suppose que ces espèces auraient besoin, pour leur photosynthèse, d'une forte luminosité qui deviendrait trop faible au fond du golfe, à cause de l'importance qu'y prend la marée et aussi en raison du développement des hauts-fonds sur lesquels, par suite de l'action des vagues, la transparence de l'eau est toujours plus faible, comme le montrent les mesures de FISCHER.

(1) Bornons-nous, à ce propos, à renvoyer le lecteur aux principaux travaux suivants :

AUDOUIN et MILRE-EDWARDS. — Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France ou Recueil de Mémoires sur l'anatomie, la physiologie, la classification et les mœurs des animaux de nos côtes. 2 vol. in-8° Paris, Crochard, 1832 et 1834.

L. VAILLANT. — Nouvelles études sur les zones littorales. (*Ann. des Sc. nat. Zool.*, 7<sup>e</sup> série, XII, 1892.)

G. PRUVOT. — Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale (côtes de Bretagne) comparés à ceux du Golfe du Lion. (*Arc. de Zool. exp. et gén.*, 3<sup>e</sup> Sér., T. V, 1897.)

L. JOUBIN. — Recherches sur la distribution océanographique des végétaux marins dans la région de Roscoff. (*Ann. de l'Inst. océan.*, T. I, fasc. I, 1909, pp. 1-17, 9 pl. et 1 cart. col.)

P. DE BEAUCHAMP. — Les grèves de Roscoff, 1 vol., 270 p., 73 phot. et 1 carte col. Paris, Lhomme, 1914. — Études de Bionomie intercotidale. Les îles d'Yeu et d'Yeu. (*Arc. de Zool. exp. et gén.* T. 61, 1923, p. 445-520, pl. XVII-XXIV.) — Quelques remarques de bionomie marine sur les îles Chausey. (*Bull. Soc. Zool. de Fr.*, T. XLVIII, 1923, p. 84-95.)

P. DE BEAUCHAMP et R. LAMI. — La bionomie intercotidale de l'île de Bréhat. (*Bull. biol. de la Fr. et de la Belg.*, T. LV, 1921, pp. 184-238, et pl. IV-VII.)

Gontran HAMEL. — La répartition des algues à St-Malo et dans la Rance.

Bien différente, au contraire, comme aspect et comme végétation, est la côte basque que nous n'avons pu malheureusement explorer que pendant une huitaine de jours, au début du mois de septembre 1933. Tout le littoral, de Guéthary à Hendaye, est presque entièrement rocheux. Il est constitué par des calcaires cénomaniens formant un ensemble plissé de couches parfois argilo-schisteuses, schisto-sableuses ou bréchoïdes et poudinguiformes dont les strates inclinées constituent le plus souvent de hautes et imposantes falaises dont la photo 1, pl. XXXIX représente un aspect tout à fait caractéristique. On comprend sans peine que, sur ces roches lisses, battues par des vagues beaucoup plus fortes qu'en n'importe quel autre point du littoral français, situées à proximité relative de grands fonds océaniques, on ne rencontre qu'une flore qui semble bien pauvre et, en tout cas, très différente de celle des côtes de Bretagne. SAUVAGEAU (1) en a bien fait ressortir le caractère plus méridional. Il a également montré qu'elle était remarquable par le petit nombre de Fucacées et de Laminaires qu'on peut y observer. On constate, en effet, la disparition à peu près complète de la plupart des zones d'algues caractéristiques des côtes armoricaines. Seuls les *Lichina pygmœa* et les *Rivularia bullata*, zones de remplacement précisément des stations battues, nous ont paru souvent bien visibles et très développées.

Nous avons poursuivi nos observations pendant deux jours de suite (les 5 et 6 septembre 1933) à Guéthary, une des stations les plus riches de tout le littoral. La plate-forme rocheuse y est plus développée qu'ailleurs. En contre-bas des grèves de galets, on peut explorer, entre les strates des couches géologiques, de nombreuses

(*Travaux du Laboratoire maritime du Muséum à Saint-Servan*, fasc. III, 27 p., 1928.)

Ed. FISCHER. — Recherches de Bionomie et d'Océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. (*Ann. de l'Inst. océan.*, T. V, fasc. III, pp. 204-429 et fig., 1929.)

M. PRENANT. — Études de Bionomie intercotidale. La Baie et la Pointe de Quiberon. (*Trav. de la Stat. biol. de Roscoff*, fasc. 10, 1932, p. 37-103 et XXVI fig.).

(1) C. SAUVAGEAU. — Note préliminaire sur les algues marines du Golfe de Gascogne. (*Journ. de Bot.*, T. XI, 1897, p. 166 et sqq.) On trouvera également des renseignements précieux sur les algues et la configuration de la côte basque, dans le mémoire classique de cet auteur : Recherches sur les Laminaires des côtes de France, (*Mém. de l'Acad. des Sc.*, T. 56, 2<sup>e</sup> série, M CM XVIII, 240 p. et 85 fig.), ainsi que dans diverses autres publications.

flaques de forme allongée, parallèlement à la côte : disposition qui est d'ailleurs assez constante sur tout ce littoral. Nous avons fait nos observations sur le plateau rocheux d'Arotcha et, aussi, sur ceux, plus en mer, situés au delà du grand seuil de galets dépourvus de toute végétation en raison de leur surface lisse et arrondie et de leur fréquent déplacement par la mer.

Nous avons également exploré les rochers situés en contre-bas des falaises, à droite de la plage d'Errromadie. Ici la côte est très battue. Les flaques, en forme de rigoles allongées, parallèles au rivage, sont localisées entre les strates lisses des rochers calcaires affouillés par l'abrasion marine. Par suite du pendage vers le large des couches géologiques qui se trouvent en surplomb de ce côté, les flaques situées en arrière, dans les rainures de la roche, se trouvent relativement abritées. La photo 1, pl. XXXIX, fait d'ailleurs bien comprendre cette disposition.

Nous avons aussi visité, au delà de la belle plage d'Hendaye, la côte des Deux-Jumeaux et la Baie d'Andagorria. Sur les rochers souvent très plats, recouverts d'un gazon ras de *Calothrix* et très glissants, on n'observe que des algues peu nombreuses et, en tout cas, très rabougries. Par place, il y a toutefois de belles flaques avec *Cystosires*, *Anémones* et *Oursins*, correspondant à des emplacements où l'abrasion marine a arraché une partie des strates. Au delà des Deux-Jumeaux, la vase devient encore plus abondante : aussi observe-t-on très fréquemment, dans les flaques, le *Cladostephus spongiosus*.

#### TECHNIQUE

Nos observations ont essentiellement porté sur les variations de la température et de l'alcalinité de l'eau de mer et de celle des flaques. Nous avons donc suivi la même technique que celle que nous avons déjà utilisée sur le littoral de la Méditerranée (1). La température était mesurée au 1/10<sup>e</sup> de degré par un thermomètre placé à la surface de l'eau et autant que possible à 10 cm. du bord. L'eau qui servait à la mesure de l'alcalinité était également prélevée à peu près au même point. Le pH était mesuré, par la méthode colorimétrique, à l'aide du bleu de thymol comme indicateur. En ajou-

(1) Voir : *Rev. gén. de Bot.*, T. 45, 1933, pp. 623-625.

tant V gouttes de ce réactif à 5 cc. d'eau de mer, et en comparant à une échelle de tubes similaires étalonnés, nous pouvions apprécier les différences de pH comprises entre 8,0 et 9,4. En fait, l'échelle de cet indicateur s'étend jusqu'à 9,6 : mais comme nous l'avons indiqué, il faut faire subir à la mesure ainsi effectuée, une correction de salinité et retrancher 0,2 aux chiffres réellement obtenus. Pour mesurer les pH supérieurs à 9,4, nous avons eu recours à un autre indicateur : le jaune P de Poulenc (jaune d'aligarine) qui permet d'apprecier les différences de pH comprises entre 9,4 et 11,8. En réalité nous n'avons jamais observé de pH supérieurs à 10,0 environ, même dans les cas les plus favorables à son élévation : l'eau de mer se trouvant alors « tamponnée ».

### I. — Eau de mer.

Lorsque les flaques viennent d'être abandonnées par le flot, l'eau qu'elles renferment se trouve évidemment dans le même état physique et chimique que celle que l'on peut puiser à la surface de la mer dans leur voisinage immédiat. Il était donc nécessaire d'étudier tout d'abord les variations de température et d'alcalinité de l'eau de mer en surface.

Les premières recherches entreprises à ce sujet furent faites par RINGER (1) en 1908. Celui-ci mesura le pH de l'eau de mer par la méthode colorimétrique. Mais le travail fondamental est celui où PALITZSCH (2), en 1912, publia les observations qu'il put faire, en 1910, au cours de l'expédition du Thor, dans la Mer du Nord, l'Océan Atlantique et la Méditerranée. On sait maintenant que le pH de l'eau de mer est plus faible dans les mers polaires que dans les mers équatoriales, en profondeur qu'en surface, au large que sur la côte. Il serait également un peu plus faible en hiver qu'en été, et le matin que le soir. Mais d'une manière générale, ces variations sont peu importantes puisque, d'après les documents que nous avons pu consulter, elles demeuraient comprises entre 7,9 et 8,3, abstraction faite, bien entendu des mesures prises dans les petites mers

(1) W. E. RINGER. — Die Alkalinität des Meerwassers. (*J. Verhand. uit het Rijksinstituut voor het onderzoek der Zee*. Vol. II, pp. 3-22, 1909.)

(2) S. PALITZSCH. — Measurement of the Hydrogen Ion Concentration in Sea-Water. (*Rep. on the Danish Oceanogr. exped.*, vol. 1, 1912.)

fermées, comme la Mer noire, ou dans des stations anormales, tandis que les variations que nous avons observées dans les flaques d'algues s'échelonnent entre 8,0 et 10,0. Personnellement nous avons toujours observé que le pH de l'eau de mer en surface était constamment égal à 8,2 en Méditerranée et à 8,1 dans la Manche. C'est aussi le chiffre obtenu par divers auteurs et, en particulier par FISCHER qui fit ses observations dans la même région que nous. Depuis lors R. LAMI (1) ayant mesuré le pH à l'entrée de la Rance, par la méthode colorimétrique en suivant la technique d'Atkins, a constaté que le pH était un tout petit peu plus élevé (0,05) à mer haute qu'à mer basse et obtenu, par suite, des chiffres légèrement plus élevés que les nôtres : notre technique ne nous permettant pas d'apprécier d'aussi faibles différences. Voici, du reste, nos résultats.

#### 1<sup>o</sup> Mesures du pH de l'eau de mer faite au large.

Nous avons pu faire, en diverses saisons et en des points très variés, un certain nombre de mesures de la température et du pH de l'eau de mer, en surface, au large, dans la Manche, au cours de plusieurs croisières à bord du *Saint-Maudez*. Voici d'abord des mesures effectuées au printemps.

Le 29 mars 1934, à 3 km. au large de la Rade de St-Malo, vers le récif de Rochefort, nous avons fait trois mesures successives qui toutes m'ont donné 8,1 pour le pH et 7° 8 pour la température.

Le 4 avril 1934, le ciel étant tout gris, à 4 km. en mer environ, entre St-Malo et Cézembre : pH = 8,1 ; T = 8°.

On voit donc qu'au printemps, le pH de l'eau de mer en surface est égal à 8,1 et que la température est comprise entre 7° et 8°. Elle devrait même être plus faible de 1 à 2° en décembre et janvier, comme le laissent supposer les mesures de température de l'eau de mer littorale que nous donnons ci-après.

Voici maintenant quelques mesures faites en été.

Le 6 août 1933, par une très belle journée, sans un nuage, à 10 h. 30, à 6 km. de la côte environ : pH = 8,1 ; T = 19°.

Le 7 août 1933, temps couvert, à 10 h. 30, à 6 milles et demi de la côte, entre le Légué et le Grand-Léjon : pH = 8,1 ; T = 19° 3.

(1) R. LAMI. — Variations du pH de l'eau de mer à l'entrée de la Rance. *Bull. du Lab. marit. du Muséum à St-Servan*, Décembre 1933, pp. 9-11.)

— A 13 h. 15, en face du Grand-Léjon ; pH = 8,1 ; T = 18° 8. Même température et même pH au même endroit à 15 h. 20.

Le 8 août 1933, par beau temps, à 19 h., à 500 m. au large de la Pointe du Roselier, dans la Baie de St-Brieuc : pH = 8,1 ; T = 21°.

Le 23 août 1934, par une journée ensoleillée pendant l'après-midi. En pleine mer, à 7 milles environ à l'W. de Jersey : pH = 8,1 ; T = 16° 5. Même température et même pH plus tard, à huit milles environ au large de la côte Sud de Guernesey.

Le 25 août 1934, le matin par beau temps, à un demi-mille au S.-E. de Guernesey, en naviguant vers l'île de Jethou : toujours pH = 8,1 et T = 16° 5. Même température, le soir, à un mille à l'E. de Guernesey.

En résumé, le pH de l'eau de mer en surface a toujours été trouvé égal à 8,1 ; par contre la température a oscillé entre 7° 8, au début du printemps, et 19° 3 en été. Ce dernier chiffre doit être bien voisin, vraisemblablement, du maximum.

#### *2<sup>e</sup> Mesures du pH et de la température de l'eau de mer faites sur la côte.*

Nous avons d'abord pu faire quelques mesures sur la côte, dans la Manche, au cours de l'été 1933.

Le 5 août 1933, à St-Servan, sur les rochers de la Cité, à marée montante ; pH = 8,1 ; T = 21°.

Le 6 août 1933, par un soleil ardent, sur le rocher du Verdelet, à 14 h. 45, pH = 8,1 ; T = 21° 8.

Les deux mesures suivantes ont été prises sur la côte Sud de l'île de Cézembre, à la cale de débarquement.

11 août 1933, à 17 h. 30 : pH = 8,1 ; T = 21°

12 août 1933, à 7 h. 45 : pH = 8,1 ; T = 19° 8.

Sur la côte basque, nous avons obtenu, toujours en été, des résultats un peu différents.

Le 2 septembre 1933, à Erromadie, à 9 h. : pH = 8,1 ; T = 22° 5

Le 23 septembre 1933, aux Deux-Jumeaux, près d'Hendaye, à 8 h. : pH = 8,1 ; T = 22°.

A Guéthary, le 5 septembre 1934, nous avons observé que le pH de l'eau de mer s'écoulant très rapidement en cascade, lors de la marée descendante, à travers les galets, atteignait 8,1 et la température 23°. En avant des rochers les plus avancés en mer, quoique

encore accessibles à pied, de la côte, au moment des grandes marées, nous avons observé à deux reprises, les 5 et 6 septembre : pH = 8,3 et T = 23° 5. L'eau était cependant fortement agitée et brassée par les vagues. Cette élévation anormale du pH (et même de la température) nous a paru attribuable aux nombreuses algues voisines de la surface, que l'on voit par transparence dans l'eau de mer et qui garnissent les rochers immergés.

Nous avons d'ailleurs demandé à notre ami M. Gautheret de prendre quelques mesures de température et de pH après notre départ, à Guéthary. Voici les chiffres qu'il nous a communiqués. A marée montante, par temps couvert, sur un fond caillouteux sans algues, à 1 m. 50 de profondeur environ, le pH était égal à 8,2-8,3 et la température à 20°-21°.

Comme on le voit, sur la côte basque, le pH de l'eau de mer littorale est égal à 8,2 en moyenne et la température peut s'élever à 22° et même à 23°.

Voyci d'autre part une série de mesures faites en hiver, puis au printemps, à la cale de l'île de Cézembre.

26 décembre 1933, à 16 h. 30 : pH = 8,1 ; T = 5°

27 décembre 1933, à 9 h. 30 : pH = 8,1 ; T = 5°

27 décembre 1933, à 14 h. : pH = 8,1 ; T = 5°

Même pH et même température, le 27 décembre, à 9 h. 30 et à 14 h. ; les 28 et 29 décembre, aux mêmes heures. Le 30 décembre 1933, après les belles journées précédentes, si le pH était toujours le même, la température remontait très légèrement : puisque je l'ai trouvée égale à 5° 3, à 15 h. 20.

12 février 1934, à 15 h. 30 : pH = 8,1 ; T = 5° 6.

13 février : pH = 8,1 ; T = 6°.

14 février : pH = 8,1 ; T = 6° 2.

4 avril 1934 : pH = 8,1 ; T = 8°.

On voit que si le pH reste bien égal à 8,1 même en hiver, par contre la température peut s'abaisser jusqu'à 5°.

En résumé, dans la Manche, le pH de l'eau de mer en surface demeure toujours égal à 8,1 en toute saison, au large aussi bien que sur la côte. Par contre, la température présente des variations importantes. Celles-ci sont d'ailleurs un peu plus faibles au large où la température peut atteindre 19° 3 que sur la côte où nous l'avons trouvée comprise entre 5° en hiver et 21° en été. Bien que nous

n'ayions pas pu faire de mesures suivies pendant toute une année, ces chiffres peuvent être vraisemblablement considérés comme très voisins du minimum et du maximum que l'on peut observer. Par contre, dans l'Océan Atlantique, nous avons trouvé un pH et une température plus élevés sur la côte basque. En effet, le pH de l'eau de mer littorale, en surface, peut atteindre 8,2 et même 8,3 : et la température 22° à 23°. Ces chiffres se rapprochent de ceux que J. FELDMANN et moi, nous avons observés en Méditerranée, à Banyuls, aux mois de juin et de juillet : 8,2 pour le pH et 21°5 pour la température.

(à suivre)

# ÉTUDE PHYTO-SOCIOLOGIQUE DU DÉVOLUY

par M. C. GABRIEL  
(Suite)

---

## SOCIATION A STIPA PENNATA

Sur les crêtes rocheuses des Cuculières et de Pignadoux, ainsi que sur les crêtes rocheuses qui bordent la montagne d'Aurouze et les Brèches de Saint-Disdier, nous avons trouvé l'association à *S. cœrulea* renfermant de nombreuses touffes de *Stipa pennata* et de *Melica ciliata* sur d'autres points soit des Cuculières, soit de la Grésière de Gicon, soit dans le vallon du Mas ou enfin sur la Montagne d'Aurouze. Ces deux Graminées se rencontrent au milieu d'une pelouse à *F. duriuscula* mais en aucun cas ne parviennent à dominer.

Il ne peut donc s'agir à nos yeux d'une association à *S. pennata* mais bien d'une sociation *Stipa pennata-Melica ciliata*, qui dans le Dévoluy se groupe en consociation avec l'association à *S. cœrulea* en certains points et avec l'association à *F. duriuscula* en d'autres points.

Dans certains bancs calcaires, par exemple le long de la crête des Cuculières, nous avons trouvé un groupement formé par les constantes suivantes dont la première est dominante :

*Stipa pennata.*  
*Melica ciliata.*  
*Sempervivum arachnoideum.*  
*Sempervivum tectorum.*  
*Sedum album.*

Nous n'avons pas relevé d'autres stations de ce groupement auquel nous ne pouvons donc faute de constance donner un rang ni un nom.

P. ALLORGE a signalé dans l'association à *S. cœrulea* et à *F. duriuscula* du Vexin français la présence de *S. pennata*; nous avons rencontré cette plante avec un degré de fréquence élevé, une densité de valeur 4 et un degré de recouvrement 4 dans une bauque où *F. duriuscula* et *S. cœrulea* partageaient la dominance avec elle et avec *Brachypodium pinnatum* sur le flanc nord de la Sainte-Baume, au sommet de la descente de Nans en Provence et comme nous l'avons indiqué ci-dessus, nous l'avons trouvée dans le Dévoluy en consociation avec chacune des associations ayant les deux Graminées de pelouses déjà étudiées par nous comme dominantes.

### CONCLUSIONS AU CHAPITRE DES BAUQUES ET PELOUSES XEROPHILES

1<sup>o</sup> Nous avons donc rencontré dans le Dévoluy un groupe de formations à physionomie nettement xérophile constituées par un ensemble d'herbes (*Chaméphytes*, *Hémicryptophytes* et *Graminoïdes*, *révélant souvent l'aspect auquel par analogie avec les formations analogues dénommées « bauques » dans le midi, nous avons affecté cette dénomination*).

2<sup>o</sup> Ce groupe comprend trois groupements principaux : celui à *Bromus erectus*, celui à *Festuca duriuscula* et enfin celui à *Sesleria cœrulea*, auxquels se joignent plusieurs consociations caractérisées par la dominance de l'une des espèces ou des petits groupes d'espèces qui forment les accessoires des associations.

3<sup>o</sup> La consociation à *B. erectus* et celle à *F. duriuscula* ne diffèrent essentiellement l'une de l'autre que par trois points : a) La dominance dans la première de *Bromus erectus*; b) La rareté de ce dernier dans l'association à *F. duriuscula*. LIOU TCHEN NGO a tout particulièrement attiré l'attention sur ce fait [112, page 62]; c) La densité des Hémicryptophytes et des Chaméphytes diffère quantitativement en plus dans la consociation à *B. erectus*; les spectres de ces deux consociations demeurent par ailleurs très voisins en Dévoluy.

4<sup>o</sup> Au point de vue dynamique, la consociation à Brome précède celle à Fétue dans la série évoluant à partir des anciennes cultures

(régressive) aussi bien que dans celle évoluant sur les éboulis ou sur les alluvions torrentielles ; c'est un stade qui apparaît comme dû essentiellement à l'action de l'homme ou des éléments de dénudation ; il se maintient par le fauchage et disparaît sous l'action du pâturage, par sa transformation en pelouse à *F. duriuscula* ; ces deux associations sont donc deux groupements de sub-climax anthropogènes.

Abandonnée à elle-même, la consociation à *B. erectus* passe au stade de buissons, puis de forêt (soit chênaie, soit hêtraie).

5<sup>o</sup> La consociation à *F. duriuscula* se maintient sur les terrains à pente faible et à sol peu profond : elle est alors une association de climax ; elle se maintient encore sur sol profond sous l'action du pâturage : sinon elle y passe aux formations de buissons et par celles-ci à la forêt.

6<sup>o</sup> La pelouse à *Sesleria cœrulea* est une formation de pentes calcaires rocheuses et succède au stade rupicole des Lichens crustacés et des *Grimmia*.

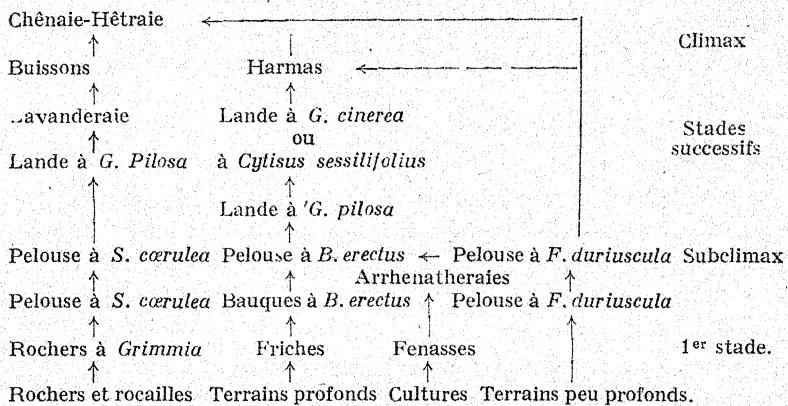
*Sesleria cœrulea* se contente d'un sol pauvre en humus, où elle peut dominer et prospérer comme elle le fait dans le Midi, [ARÈNE, 12] dans le Vexin où elle forme une association caractérisée par P. ALLORGE comme pelouse à *Festuca duriuscula* et *Sesleria cœrulea*, mais dans les Alpes du Dauphiné cette Graminée vit dans un sol beaucoup plus riche en humus et on la trouve encore dans des terres renfermant près de 40 % d'humus, ses feuilles rubannées s'adaptent mieux à un climat relativement humide que les feuilles aciculaires de *F. duriuscula*, et elle caractérise ainsi une association de pelouses d'altitude moyenne à physionomie estivale moins aride, les pelouses à *S. cœrulea* ne sont jamais fauchées en Dévoluy et sous l'action d'un pâturage modéré se maintiennent à l'état de sub-climax, livrées à elles-mêmes elles sont envahies par les buissons auxquels peut succéder la forêt.

7<sup>o</sup> L'Arrénathéraie est, dans le Dévoluy, un stade artificiellement créé par l'homme et qui ne se maintient que par le fauchage et par le pâturage-fumure des bovins ; sinon il dégénère et fait place à l'association à *B. erectus*.

8<sup>o</sup> Les landes à *Lavandula vera*, à *Genista cinerea* et à *Cytisus sessilifolia* représentent les premiers stades des formations de buissons basques que nous appellerons par la suite « Harmas » et qui pré-

cèdent l'installation de la forêt indifféremment sur chacune des trois associations précédentes.

Nous résumerons le dynamisme des associations de pelouses xérophiles dans le schéma suivant :



9<sup>e</sup> Dans le Dévoluy, comme d'ailleurs dans les Préalpes calcaires, ces trois associations de pelouses sont nettement individualisées par leurs dominantes ainsi que par leur physionomie, mais elles n'en restent pas moins liées par un lien de parenté évident, lien d'ailleurs déjà reconnu par P. ALLORGE lorsqu'il constata, dans le Vexin français, la présence d'une association à *F. duriuscula* et à *S. caerulea*, par P. CHOUARD [3], lorsqu'il décrivit dans les environs de Tonnerre la famille des associations à *F. duriuscula* et *B. erectus* et par R. LEMÉE [165] qui en Normandie arrive à la même conclusion [175].

#### ALPAGES DE LA ZONE SUBALPINE

Les formations que nous avons décrites jusqu'ici ne s'élèvent pas beaucoup au-dessus de l'altitude de 1.800 mètres ; nous allons maintenant étudier des formations herbeuses qui forment les alpages de la zone subalpine, en commençant par celles qui se montrent parfois dès 1.700 mètres et forment une zone d'écotone entre les

alpages et les pelouses inférieures et en terminant par les alpages qui s'élèvent dans le Dévoluy jusqu'à la zone alpine.

### ALPAGES A AVENA MONTANA

*Avena montana* se rencontre par touffes isolées à travers les pelouses à *B. erectus* et celles à *S. cœrulea*; mais au-dessus de 1.800 mètres, dans la cuvette des Sauvas, et de 1.600 mètres dans la vallée de l'Enclus (Saint-Etienne), elle présente brusquement une fréquence plus élevée; ses touffes augmentent en abondance et sont plus homogènement distribuées, par la surface recouverte et le volume occupé elles dominent nettement les espèces voisines, mais n'arrivent jamais à constituer une formation fermée; lorsque l'on se trouve dans la même zone devant une pelouse d'*Avena*, l'examen attentif montre que c'est à *Avena pratensis* que l'on a affaire, cette dernière espèce est bien reconnue par les paysans dévoluards qui la nomment petite Fenasse et la cultivent en prairies.

C'est surtout dans les parties caillouteuses et les éboulis de moyenne altitude que l'on rencontre la dominance d'*A. montana*, dès que l'herbe y devient plus dense, cette Graminée cède le pas à *Sesleria*, ou à *F. duriuscula trachyphylla*. Ceci explique pourquoi le groupement étudié ici n'occupe que des bandes peu étendues de terrain situées entre les éboulis et les alpages d'une part et les forêts voisines d'autre part; on rencontre encore l'*A. montana* en pleins cailloutis là précisément où le nom de la localité indique la trace d'une ancienne forêt incendiée (plaine rimée par exemple).

Sur les flancs ouest de l'Aurouze, au-dessus du bois de Chargier, l'*A. montana* se trouve sur les bancs calcaires en compagnie de *S. cœrulea* et traverse sous forme de bandes parallèles l'association à *Nardus stricta* qui constitue les alpages de cette région.

Nous appuyant sur la physionomie autant que sur la composition florale que donne le tableau suivant, nous considérons l'alpage à *Avena* du Dévoluy comme une forme très dégénérée, très appauvrie de l'association à *A. montana* telle qu'elle se montre ailleurs dans les Alpes de l'Embrunois et du Briançonnais; son homogénéité parfaite dans la pelouse basse de la plaine rimée nous empêche de la

considérer comme une simple zone d'écotonie où se mélangeraient la flore des éboulis et celle des rochers. Nous la considérons donc comme une consociation à *A. montana*, ce qui pour nous correspond en ce cas à ce que certaines écoles nomment « Fragments d'association », terme que nous ne tenons pas à adopter car il suppose la fragmentation d'un tout dont il ne persisterait ici qu'une partie ; or, nous estimons bien plutôt, qu'en Dévoluy, ce sont les espèces associées normalement comme accessoires qui ayant fait défaut au voisinage de la station, n'ont pas pu y émigrer ; ainsi manquent plusieurs des sociations de l'*Avenetum* et ne nous trouvons-nous en présence que du stade inférieur de « consociation ».

Nous donnons ci-dessous le tableau résumant la statistique des treize stations suivantes : 1<sup>o</sup> Le Chevalet versant ouest, pente de 45°. 2<sup>o</sup> Crête du Chevalet 1.955 m., pente 45°. 3<sup>o</sup> Plaine Rimée partie basse vers la source de la Baume. 4<sup>o</sup> Plaine Rimée partie ouest, 2.080 m. ; 5<sup>o</sup> Eboulis au sommet du bois des Couves. 6<sup>o</sup> Alpage dans les éboulis valanginiens entre Aurouze et le pic des Troupiers, pente 50° nord-est. 7<sup>o</sup> Pentes du Serre de la Crête sous les Baumes. 8<sup>o</sup> Alpage maigre sous le rocher de la Baume sous les Mélèzes mal venus. 9<sup>o</sup> Sommet de la Pinée de l'Ongle sous les Pins à crochet, 1.935 m. 10<sup>o</sup> Sous les premiers groupes de *Pinus uncinata* à l'ouest de la Pinée de l'Ongle, 1.950 m. 11<sup>o</sup> Pinée de l'Ongle, 2.000 m., pente 35° sud-est. 12<sup>o</sup> Ouest des Baumes vers la Volua, 2.100 m., pente 35° sud-est. 13<sup>o</sup> Costebelle pierrier récent au-dessus du Vallon de la Fontaine, pente 25° sud-est.

Caractéristique		Accessoires	G	<i>Pedicularis gyroflexa</i>	
Hg <i>Avena montana</i> . Constantes	5	H <i>Phyteuma orbiculare</i> .	Ch	<i>Helianthemum oelandicum</i> .	2
H <i>Lotus corniculatus</i> .	5	H <i>Carduus defloratus</i> .	T2	<i>Iberis Aurosica</i> .	2
H <i>Anthyllis Dillenii</i> .	5	H <i>Alpine verna</i> .	H	<i>Valeriana montana</i>	2
Ch <i>Thymus Serpyllum</i> .	5	H <i>Cerastium scriptum</i> .	H	<i>Galium megalocarpum</i> .	2
Accessoires principales		H <i>Hippocratea comosa</i> .	H	<i>Silene alpina</i> .	2
Hg <i>Sesleria caerulea</i> .	4	H <i>Carlina acaulis</i> .	H	<i>Gregoria Vitaliana</i>	2
Hg <i>Festuca duriflora</i> .	4	H <i>Hieracium villosum</i> .	G	<i>Rumex scutatus</i> .	2
Hg <i>Festucarubra fallax</i>	3	H <i>Leucanthemum vulgare</i> .	Ch	<i>Erysimum ochroleucum</i> .	2
Hg <i>Carex sempervirens</i>	3	G <i>Anemone alpina</i> .	T	<i>Euphrasia Salisburgensis</i> .	1
H <i>Gentiana angustifolia</i> .	3	H <i>Ranunculus gernii folius</i> .	Hg	<i>Festuca violacea</i> .	1
H <i>Leontodon crispus</i> .	3	H <i>Hieracium bifidum</i> .	H	<i>Astragalus austalis</i> .	1
G <i>Ranunculus Segueri</i> .	3	H <i>Eryngium Spina-alba</i> .	H	<i>Biscutella nana</i> .	1
G <i>Campanula rotundifolia</i> .	3	Ch <i>Helianthemum serpyllifolium</i> .	G	<i>Campanula Allionii</i> .	1
Hg <i>Poa distichophylla</i> .	3	H <i>Liquisticum ferulaceum</i> .	H	<i>Petrocallis pyrenaica</i> .	1
G <i>Allium narcissifolium</i> .	3	Ch <i>Globularia cordifolia</i> .	Hg	<i>Festuca pumila</i> .	1
H <i>Athamantha cretensis</i> .	3				

H.	<i>Primula veris.</i>	1	H.	<i>Gypsophyla repens.</i>		G.	<i>Berardia subacaulis.</i>
H.	<i>Bupleurum jun-</i> <i>ceum.</i>	1	T.	<i>Linum catharticum.</i>		Ch.	<i>Coronilla minima.</i>
H.	<i>Bupleurum petreum</i>	1	H.	<i>Draba aizoides.</i>		Se.	<i>Sempervivum arach-</i> <i>noideum.</i>
H.	<i>Gentiana verna.</i>	1	H.	<i>Adenostyles alpina.</i>		H.	<i>Kæleria alpina.</i>
Ch.	<i>Genista pilosa.</i>	1	Se.	<i>Saxifraga Aizoon.</i>		N.	<i>Cotoneaster vulgaris.</i>
H.	<i>Hieracium muro-</i> <i>rum.</i>	1	H.	<i>Aster alpinus.</i>		H.	<i>Ranunculus aduncus.</i>
G.	<i>Platanthera bifolia.</i>	1	Ch.	<i>Dryas pectopetala.</i>		H.	<i>Galium Aparine.</i>
G.	<i>Tulipa Celsiana.</i>	1	H.	<i>Dianthus silvestris.</i>		H.	<i>Hieracium Trachsell-</i> <i>ianum.</i>
H.	<i>Solidago Virga au-</i> <i>rea.</i>	1	H.	<i>Galium pumilum.</i>		H.	<i>Trifolium pratense.</i>
H.	<i>Anthyllis montana.</i>	1	G.	<i>Thlaspi rotundifolia.</i>		H.	<i>Gentiana ciliata.</i>
H.	<i>Thalictrum foeti-</i> <i>dum.</i>	1	H.	<i>Crepis pygmaea.</i>		H.	<i>Trifolium medium.</i>
Accidentelles			H.	<i>Alstria cespitosa.</i>		Hg.	<i>Lasiagrostis Calama-</i> <i>grostis.</i>
H.	<i>Achillea millefo-</i> <i>lium.</i>	+	H.	<i>Lastiagrostis calama-</i> <i>grostis.</i>			
Hg.	<i>Avena setacea.</i>		H.	<i>Nocea alpina.</i>			
H.	<i>Alchemilla hoppeana.</i>		H.	<i>Papaver alpinum.</i>			
H.	<i>Galium silvestre.</i>		H.	<i>Linaria supina.</i>			
H.	<i>Laserpitium Siler.</i>		H.	<i>Linaria alpina.</i>			
N.	<i>Juniperus alpina.</i>		T.	<i>Dracocephalum Ruys-</i> <i>chiana.</i>			
H.	<i>Taraxacum erythro-</i> <i>spermum.</i>		H.	<i>Trifolium Thalii.</i>	+	Br.	<i>Tortella tortilis.</i>
H.	<i>Senecio Doronicum.</i>		G.	<i>Oxytropis montana.</i>	+		<i>Tortula ruralis.</i>
G.	<i>Prenanthes purpurea.</i>		H.	<i>Silene acaulis.</i>	+		<i>Camptothecium lu-</i> <i>tescens.</i>
Ch.	<i>Helleborus foetidus.</i>		H.	<i>Dianthus subaeau-</i> <i>lis.</i>	+		<i>Homalothecium se-</i> <i>riceum.</i>
H.	<i>Polygonum calcarea.</i>		H.	<i>Carduus aurosicus.</i>	+		<i>Grinnmia pulvinata.</i>
H.	<i>Scabiosa Columbaria.</i>		H.	<i>Saxifraga oppositofo-</i> <i>lia.</i>			<i>Tortula muralis.</i>
			H.	<i>Valeriana salinica.</i>		Li.	<i>Placodium disper-</i> <i>soareolatum.</i>
			H.	<i>Alyssum montanum.</i>			<i>Psora decipiens.</i>
			H.	<i>Cerastium latifolium.</i>			<i>Cetraria Islandica.</i>
							<i>Cladonia pyxidata.</i>

De ce tableau nous tirons le spectre biologique que nous ne donnerons qu'à la suite de la consociation suivante afin d'en pouvoir mieux tirer parti par comparaison.

A l'est des Casses qui bordent le flanc sud-est de l'Aurouze, près du sinus que fait ce flanc avec le rocher des Troupiers de Conode, c'est dans un alpage à *A. montana* très peu dense que se montre *Berardia subacaulis* en formation relativement dense, la seule que nous connaissons en Dévoluy : elle voisine là avec les quelques pieds de *Rhaponticum Helenijolium* que nous avons retrouvés et qui sont les seuls encore que nous connaissons dans cette région ; c'est encore dans la même formation très dispersée que se montre en très rares pieds *B. subacaulis* sur la lèvre ouest du ravin de Rabioux vers la Volua à 2.000 mètres d'altitude.

### CONSOCIATION A *FESTUCA RUBRA FALLAX*

En marge des reboisements que dominent les grands pierriers au nord-est des Rimas, au-dessus des bois de Chargier et de Malmort, et encore sous les petits peuplements de Mélèzes autour du Festre, l'alpage à *A. montana* cède le pas à une formation de même physio-

nomie mais dominée par des Fétuques dont la caractéristique commune est d'avoir des feuilles caulinaires élargies et des feuilles inférieures filiformes enroulées ainsi que celles des innovations. Dans les débuts de nos herborisations en Dévoluy nous englobions toutes ces plantes sous la dénomination de *Festuca heterophylla*, mais une analyse plus complète nous a convaincu de la rareté relative de cette espèce à côté de laquelle pousse par contre, en abondance, *Festuca rubra* var. *fallax* qui s'en différencie par ses tiges couchées à la base et stolonifères, mais surtout *Festuca duriuscula* var. *trachyphylla* dont les feuilles allongées et plus fines contrastent avec les feuilles courtes et recourbées de la variété *curvula* et n'ont pas la couleur gris bleuté de la variété *glaucia* qui se mêlent à elle; de plus cette variété conserve longtemps sa feuille caulinare la plus élevée non enroulée et donne ainsi facilement le change avec *F. heterophylla* dont on arrive cependant à la distinguer à première vue dans l'établissement d'un relevé en tenant compte de la longueur de cette dernière feuille toujours plus développée chez *F. heterophylla*.

Nous donnons ci-dessous le tableau résumant la composition en espèces de cette consociation sur six stations: on y retrouve peu d'espèces des pelouses xérophiles, par contre on y voit surtout des espèces des alpages voisins à *Nardus stricta* et à *Festuca violacea* mêlés à de nombreuses espèces des sous-bois forestiers.

Les stations d'essai sont : 1<sup>o</sup> Groupe de Mélèzes à la Garcine. 2<sup>o</sup> Mélèzes au Festre. 3<sup>o</sup> Mélèzes au nord du Festre. 4<sup>o</sup> Mélèzes au sud de Chargier. 5<sup>o</sup> Mélèzes de Chargier. 6<sup>o</sup> Mélèzes au Serre, long d'Agnières.

Caractéristique		G	<i>Vicia tenuifolia.</i>	3	T	<i>Arabis hirsuta.</i>	2	
Hg	<i>Festuca rubra fallax.</i>	5	Ch	<i>Veronica officinalis</i>	3	H	<i>Viola calcarata.</i>	2
	Constantes		H	<i>Veronica Chamae-drys.</i>	3	G	<i>Tragopogon pratensis</i>	2
H	<i>Myosotis alpestris.</i>	5	H	<i>Ranunculus accessus.</i>	3	N	<i>Daphne alpina.</i>	2
H	<i>Taraxacum erythrocarpum.</i>	5	H	<i>Plantago media.</i>	3	H	<i>Brunella grandiflora.</i>	2
Hg	<i>Anthoxanthum odoratum.</i>	5	Ch	<i>Potentilla aurea.</i>	3	H	<i>Chærophyllum Vil-larsii.</i>	2
H	<i>Trifolium pratense.</i>	5	N	<i>Ribes grossulatoides.</i>	3	Hg	<i>Luzula multiflora.</i>	2
H	<i>Galium verum.</i>	5	H	<i>Rumex Arifolius.</i>	3	G	<i>Campanula Trachelium.</i>	2
Hg	<i>Poa violacea.</i>	5	H	<i>Leontodon hirtus.</i>	3	H	<i>Ajuga reptans.</i>	2
H	<i>Cerastium strictum.</i>	5	H	<i>Lotus corniculatus.</i>	3	T	<i>Geranium Robertianum.</i>	2
H	<i>Hieracium murorum.</i>	5	Hg	<i>Festuca duriuscula.</i>	3	G	<i>Ranunculus bulbosus.</i>	2
	Accessoires principales		H	<i>Ranunculus aduncus.</i>	2	H	<i>Primula veris.</i>	2
H	<i>Achillea millefolium.</i>	3	H	<i>Poterium dictyocarpum.</i>	2	Hg	<i>Luzula uniflora.</i>	1
H	<i>Urtica dioica.</i>	3				H	<i>Viola arenaria.</i>	1
H	<i>Geum urbanum.</i>	3				H	<i>Geranium sylvaticum.</i>	1
						H	<i>Ranunculus repens.</i>	1

H	<i>Knautilia sylvatica.</i>	1	N	<i>Helleborus foetidus.</i>	1	H	<i>Campanula rhomboidalis.</i>	+	
N	<i>Rubus saxatilis.</i>	1				Hg	<i>Dactylis glomerata.</i>	+	
H	<i>Gentiana cruciata.</i>	1		Accidentelles		H	<i>Campanula Tracheatum.</i>	+	
G	<i>Orchis sambucina.</i>	1	Hg	<i>Koeleria palestiaca.</i>	+	N	<i>Rosa villosa.</i>	+	
H	<i>Valeriana officinalis.</i>	1	Hg	<i>Bromus erectus.</i>	+	Hg	<i>Agrostis alba.</i>	+	
T	<i>Geranium rotundifolium.</i>	1	H	<i>Anthyllis Dillenii.</i>	+	Strate muscinale.			
H	<i>Chærophyllum aureum.</i>	1	H	<i>Plantago lanceolata.</i>	+	Br	<i>Tortula ruralis.</i>	5	
G	<i>Lathyrus pratensis.</i>	1	H	<i>Anthyllis montana.</i>	+	<i>Hylocomium proliferum.</i>	5		
H	<i>Plantago carinata.</i>	1	H	<i>Polygala calcarea.</i>	+	<i>Rhytidadelphus triquetus.</i>	2		
H	<i>Ononis campestris.</i>	1	H	<i>Trifolium montanum.</i>	+	<i>Mnium spinosum.</i>	1		
Ch	<i>Thymus Serpyllum.</i>	1	Hg	<i>Gentiana angustifolia.</i>	+	Li	<i>Evernia furfuracea.</i>	5	
H	<i>Campanula rotundifolia.</i>	1	Hg	<i>Carex praecox.</i>	+	<i>Evernia prunastri.</i>	5		
H	<i>Antennaria dioica.</i>	1	H	<i>Galium Aparine.</i>	+	<i>Usnea barbata.</i>			
			T	<i>Lactuca muralis.</i>	+			3	

Ce groupement végétal est essentiellement labile et passe dans les peuplements plus anciens au premier stade à *Hieracium murorum* que nous étudierons avec les associations de forêts, on peut s'en convaincre en parcourant les bois de Mélèzes de Chargier et du plateau au nord des Sagnes d'Agnières ; nous ne l'avons jamais rencontré en terrain découvert, mais au contraire toujours en zone de reboisements ou d'extension d'une forêt au-dessus de celle-ci.

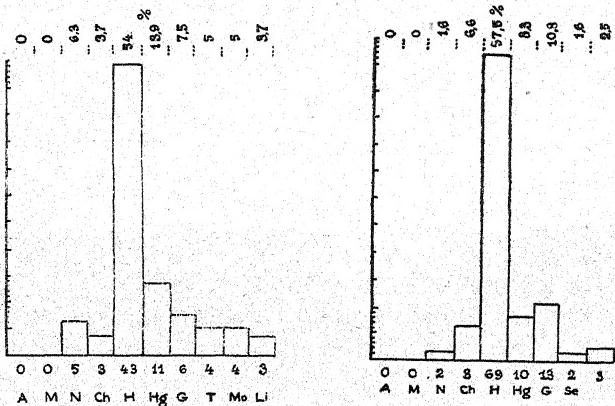
Le reboisement se pratique en général dans le Dévoluy sur les terres de mauvaises pâtures et de ce fait recouvre souvent les anciens lieux de reposée et les parcs à bestiaux, aussi ne devons-nous pas être surpris de retrouver, parmi les espèces de ce groupement, des plantes telles que : *Rumex Ari folius*, *Urtica dioica*, *Geum urbanum* qui avec *Chenopodium bonus Henricus* caractérise la flore des reposées.

*Spectre biologique des consociations à A. montana et à F. fallax.* — Des tableaux de constance nous pouvons tirer les spectres biologiques suivants très voisins l'un de l'autre, la consociation à *Avena* cependant se montre plus riche en Géophytes et en Chaméphytes, ce que nous attribuons à ce fait que ce groupement évolue sur un ancien sol de forêt et bénéficie de tous les éléments de ce sol que n'a pas détruit le facteur de déboisement, alors que la consociation à *F. fallax* évoluant sur des pâtures épuisées souvent formées elles-mêmes par évolution de friches n'a pas eu le bénéfice de ces témoins de l'ancienne forêt. Par contre l'association à *F. fallax* évoluant sous le couvert de Mélèzes permet l'invasion et la multiplication plus facile des Muscinées et des Lichens corticoles.

*Evolution des alpages à A. montana et à F. Fallax.* — Les deux groupements que nous venons d'étudier ne se présentent, dans aucune de leurs stations, sous l'aspect de formations serrées, au

contraire, elles sont toujours largement ouvertes laissant près de 60 % du sol à découvert, elles ne représentent que des stades labiles.

*A. montana* se comporte comme un pionnier à travers les pionniers d'altitude moyenne entre 1.700 et 2.000 mètres; il est suivi par les divers socions constitutifs des associations à *F. duriuscula* et *S. caerulea* toujours accompagnées à cette altitude de *F. fallax* qui domine. En terrain découvert, c'est la pelouse à *S. caerulea* que nous voyons s'installer définitivement. Si au contraire, par semis naturel ou par reboisement, la forêt de Pins à crochet gagne du



terrain c'est alors le groupement à *F. duriuscula* riche en *F. fallax* qui prend possession du terrain, les *F. duriuscula trachyphylla* et *glauca* abondent d'abord à côté de *F. fallax*, puis cette dernière disparaît bientôt suivie des premières, enfin ne restent que *Festuca duriuscula curvula* et les espèces accessoires de son association.

En marge de la forêt, là où les éboulis viennent mordre sur elle et détruire progressivement l'association à *F. duriuscula* qui en forme le sous-bois, c'est *F. fallax* qui résiste le mieux et domine alors sur la lisière de cette forêt.

Nous considérons les deux groupements actuels comme des consociations dans lesquelles *F. fallax* et *A. montana* dominent respectivement sur un groupe de plantes herbacées à forte affinité sociale et qui habituellement sont associées avec *F. duriuscula* ou avec *S. caerulea* et qui selon que la station évoluera vers le déboisement ou vers le reboisement définitifs, constitueront

soit la première, soit la seconde de ces associations par la dominance définitive (*pour un temps plus ou moins long*) de l'une ou de l'autre plante.

### ALPAGES A NARDUS STRICTA

*Nardus stricta* manque dans la cuvette des Sauvas ou du moins il n'a été rencontré par nous que sous la forme de deux touffes isolées, sous un à-pic rocheux du Pré Laparre, sur la mince bande de terrain qui n'a pas été emportée par le ravinement qui, en 1928, creusa profondément le ravin du Chevalet. Par contre, à partir du col du Festre, le *Nardus stricta* domine et caractérise une pelouse qui s'étend sous forme de bande presque ininterrompue au-dessus des Bauques à Brome et des Arrhénathéraies : elle est limitée vers le haut par les alpages de la zone alpine.

Nous avons établi de nombreuses listes d'espèces et pris de nombreux relevés statistiques de ce groupement. Le *Nardus stricta* y pousse si dru que tout essai de détermination numérique d'abondance nous a paru aussi vain qu'inutile, tant est évidente sa dominance absolue.

Le tableau ci-dessous résume les relevés opérés sur les stations suivantes : 1<sup>o</sup> Alpage entre la réserve et le roc d'Aurouze (de 1.600 à 1.900 mètres), pente 30° nord-est. 2<sup>o</sup> Alpage du Serre long sur le bois de Chargier. 3<sup>o</sup> Alpage à l'est du Grand Villar 1.400 mètres. 4<sup>o</sup> Alpage au flanc sud-est de l'Aiglière 1.750 mètres. 5<sup>o</sup> Bois rond 1.570 mètres. 6<sup>o</sup> Alpage à l'est du Festre. 7<sup>o</sup> Pré rond au sommet du bois des Bancs. 8<sup>o</sup> Crête de l'Etoile 1.800 mètres. 9<sup>o</sup> Vallon du Mas 650 mètres. 10<sup>o</sup> Crête du Ferrand de 1.980 à 2.220 mètres.

Caractéristique		H	Achillea millefolium.	4	Accessoires
Hg <i>Nardus stricta</i> .	5		<i>Galium verum</i> .	4	Hg <i>Festuca heterophylla</i> .
Accessoires principales			<i>Lotus corniculatus</i> .	4	2
H <i>Alchemilla Hoppeana</i> .	5	H	<i>Geum montanum</i> .	4	Hg <i>Festuca duriuscula</i> .
H <i>Potentilla aurea</i> .	5	Hg	<i>Poa alpina</i> .	3	2
H <i>Alchemilla pubescens</i> .	5	H	<i>Ceratium triviale</i> .	3	Hg <i>Anthozanthum odoratum</i> .
H <i>Plantago carinata</i> .	4	H	<i>Viola arenaria</i> .	3	2
H <i>Viola calcarata</i> .	4	H	<i>Plantago serpentina</i> .	3	T <i>Euphrasia Salisburgensis</i> .
H <i>Trifolium Thalii</i> .	4	H	<i>Ceratium strictum</i> .	3	2
H <i>Plantago montana</i> .	4	H	<i>Hieracium Auricula</i>	3	H <i>Potentilla grandiflora</i> .
G <i>Ranunculus gracilis</i> .	4	Hg	<i>Agrostis alba</i> .	3	4
		Ch	<i>Thymus Serpyllum</i> .	3	Hg <i>Phleum alpinum</i> .
					G <i>Soldanella alpina</i> .
					1
					H <i>Trifolium montanum</i> .
					2

G	<i>Homogyne alpina.</i>	2	H	<i>Erigeron uniflorus</i>	+	H	<i>Serratula tinctoria.</i>	+
H	<i>Polygala alpestris.</i>	2	H	<i>Erigeron acris.</i>	+	H	<i>Senecio Doronicum.</i>	+
Hg	<i>Deschampsia fle-</i> <i>xuosa.</i>	2	N	<i>Daphne Cneorum.</i>	+	H	<i>Trollius europeus.</i>	+
H	<i>Carlina acaulis.</i>	2	N	<i>Daphne alpina.</i>	+	H	<i>Centaurea montana</i>	+
H	<i>Cirsium acaule.</i>	2	H	<i>Gentiana alpina.</i>	+	H	<i>Geum montanum.</i>	+
H	<i>Gentiana verna.</i>	2	Hg	<i>Gentiana nivalis.</i>	+	H	<i>Veronica serpylli-</i> <i>folia.</i>	+
G	<i>Campanula Scheu-</i> <i>zeri.</i>	2	Hg	<i>Luzula pediformis.</i>	+	H	<i>Veronica spicata.</i>	+
H	<i>Leontodon crispus.</i>	2	H	<i>Alysine verna.</i>	+	H	<i>Veronica Chamois-</i> <i>drys.</i>	+
H	<i>Plantago media.</i>	2	Se	<i>Sedum atratum.</i>	+	H	<i>Brunella grandiflora.</i>	+
N	<i>Calluna vulgaris.</i>	2	G	<i>Cystopteris fragilis.</i>	+	H	<i>Phyteuma orbicu-</i> <i>lare.</i>	+
G	<i>Botrychium Lunaria</i>	1	H	<i>Leontodon autumnale.</i>	+	H	<i>Myosotis alpestris.</i>	+
G	<i>Gagea lutea.</i>	1	H	<i>Trifolium pratense.</i>	+	Hg	<i>Koeleria alpina.</i>	+
H	<i>Gentiana campestris.</i>	1	H	<i>Hieracium pilosella</i>	+	G	<i>Pedicularis gyroflexa.</i>	+
Ch	<i>Helianthemum serpyllifolium.</i>	1	T	<i>Litnum catharticum</i>	+	Hg	<i>Poa violacea.</i>	+
H	<i>Brunella vulgaris.</i>	1	H	<i>Campanula rotundifolia.</i>	+	Ch	<i>Helianthemum o-</i> <i>landicum.</i>	+
Hg	<i>Brachypodium pinnatum.</i>	1	H	<i>Galium corrudox-</i> <i>jolum.</i>	+	T	<i>Euphrasia minima.</i>	+
Ch	<i>Veronica officinalis</i>	1	Hg	<i>Carex Halleriana.</i>	+	Hg	<i>Luzula spicata.</i>	+
H	<i>Trifolium alpinum.</i>	1	H	<i>Poterium dictyocarpum</i>	+	Hg	<i>Festuca pumila.</i>	+
Hg	<i>Carex praecox.</i>	1	G	<i>Melampyrum silvaticum.</i>	+	G	<i>Nigritella angustifolia.</i>	+
H	<i>Polygala alpina.</i>	1	H	<i>Taraxacum erythrospermum.</i>	+			
H	<i>Veronica Teucrium.</i>	1	H	<i>Galium boreale.</i>	+			
H	<i>Euphorbia Cyparissias.</i>	1	H	<i>Ajuga repens.</i>	+			
Hg	<i>Luzula multiflora.</i>	1	H	<i>Alectrolophus major.</i>	+			
H	<i>Arnica montana.</i>	1	H	<i>Trifolium repens.</i>	+	Br	<i>Polytrichum juniperinum.</i>	5
H	<i>Sibbaldia procumbens.</i>	1	G	<i>Orchis viridis.</i>	+		<i>Camptothecium lutescens.</i>	2
N	<i>Daphne Mezereum.</i>	1	G	<i>Platanthera bifolia.</i>	+	G	<i>Tortella tortilis.</i>	1
H	<i>Gentiana angustifolia.</i>	1	G	<i>Orchis ustulata.</i>	+	Br	<i>Timmia bavarica.</i>	1
	Accidentelles		H	<i>Hypericum Richeri</i>	+	Br	<i>Tortula ruralis.</i>	1
H	<i>Galium tenue.</i>	+	H	<i>Cherophyllum cicutarium.</i>	+	Li	<i>Hyloconium prolierum.</i>	+
H	<i>Erigeron alpinus.</i>	+	H	<i>Alchemilla vulgaris</i>	+		<i>Cetraria Islandica.</i>	5
			H	<i>Astrantia minor.</i>	+			

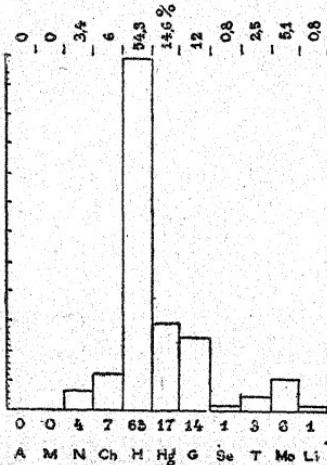
*Spectre biologique.* — Cette statistique nous permet d'établir le spectre biologique des pelouses à *N. stricta* du Dévoluy, que reproduit le schéma suivant.

	LI	BR	A	M	N	CH	H	HG	G	T	SE
Pelouses à <i>B. erectus</i>	1,2	7,6	0,43	2,15	3,44	8,8	49,6	8,4	10,4	7,2	5
Pelouses à <i>F. duriusc.</i>	0,8	4,5	0,43	3,04	6,08	7,8	54,9	6,1	6,1	8,2	2,8
Pelouses à <i>S. cærulea</i>	4,2	19,3	0,00	0,8	4,2	10,00	38,5	8,4	10,00	3,3	2,5
Alpages à <i>N. stricta</i>	0,85	5,17	0,00	0,00	3,44	6,00	54,31	14,61	12	2,58	0,85

Si nous comparons les trois formations principales de pelouses l'alpage à *N. stricta*, nous constatons d'abord la rareté commune aux trois formations des Lichens et des Phanérophytes élevés : les alpages à *N. stricta* sont la formation la plus pauvre en Chamaephytes et la plus riche en Hémicryptophytes surtout graminoides ; elle est aussi très pauvre en plantes annuelles et en succulentes : toutefois ces différences ne prennent pas une valeur absolue telle qu'elles puissent marquer une dissemblance importante entre les diverses formations qui, tout au contraire, se rapprochent fortement par leurs formes biologiques.

Si nous envisageons les diverses espèces qui constituent les alpages à *Nardus stricta*, et en comparons la liste à celle des trois autres

formations ci-dessus, nous constatons que sur 106 espèces phanérogamiques, 62 appartiennent en propre aux alpages à *N. stricta*, soit 58,50 %, 10 autres leur sont communes avec les pelouses à *S. cœrulea*, soit 9,50 %, 27 leur sont communes avec les pelouses à *S. cœrulea* et celles à *F. duriuscula* et à *B. erectus*, soit 25,50 %, en-



fin nous constatons encore que 55 espèces des pelouses à *F. duriuscula* et à *B. erectus* manquent aux alpages à *N. stricta*.

*Deschampsia flexuosa*, *Homogyne alpina*, *Soldanella alpina*, *Alchemilla Hoppeana*, *A. pubescens* et *Potentilla aurea*, plantes à forte affinité sociale que nous rencontrerons par la suite dans d'autres alpages, peuvent dominer dans certaines stations peu étendues d'alpages à *N. stricta* et y caractériser de véritables consociations que nous avons rencontrées tant en Dévoluy que plus au sud dans les parties élevées de la montagne de Lure (entre le pas de la Graille et le sommet de la chaîne). En d'autres points, c'est *Anthoxanthum odoratum* qui domine par exemple dans la combe de l'Enclus aux abords du bois rond, dans la combe du bois de la Sappée à la base du Morteyran en Montagne de Lure, où l'on peut alors parler d'une consociation à *A. odoratum*.

Comme les bauques et les pelouses déjà citées, les alpages à *N. stricta* sont donc formés par un groupe d'espèces sociales susceptibles de donner naissance à autant de consociations voisines dont les éléments se trouvent rassemblés en associations par la dominance du *Nardus stricta*.

(à suivre)

# INFLUENCE DE L'ÉTIREMENT SUR LES CELLULES VÉGÉTALES

par M. Gabriel GARNIER

(*Suite et fin*)

---

## *Exemplaire B*

Bague posée le 8 juillet, enlevée le 26 juillet. Le diamètre de la partie encerclée était aussi de 9 mm., mais la tige ayant été cueillie beaucoup plus tôt, les formations secondaires ont été beaucoup moins importantes que dans l'exemplaire précédent. Nous ne décrirons pas dans le détail cet exemplaire, comparable au précédent, nous nous contenterons de donner deux photographies, l'une (phot. 34, pl. XVIII) de la partie normale, l'autre (phot. 35, pl. XVIII) de la partie encerclée. La cavité médullaire est circulaire dans la tige normale, alors qu'elle a une forme elliptique dans la partie encerclée. Le bois présente un fléchissement en face de la partie refoulée de la moelle. Du côté qui n'a pas subi de fléchissement (à droite, sur la phot. 35, pl. XVIII) le bois et le liber se sont beaucoup moins développés.

Les cellules du parenchyme cortical, un peu plus allongées tangentiellement que radialement dans la tige normale, sont sensiblement isodiamétriques dans la partie encerclée.

Les cellules du collenchyme, également allongées tangentiellement dans la tige normale, sont, dans la partie encerclée, allongées radialement, en face du fléchissement, mais pas du côté qui ne s'est pas infléchi.

Nous retrouvons, en somme, les mêmes résultats que pour l'exemplaire précédent.

i) *Tige de Ricinus communis L.*

Bague posée le 6 août, enlevée le 18 août.

Diamètre moyen de la partie encerclée : 11 mm. 5.

Diamètre moyen de la partie normale au-dessus de la bague : 16 mm. 7.

Nous ne décrirons pas l'anatomie normale du Ricin, que l'on peut trouver facilement, notamment dans la thèse de L. GAUCHER [73].

La partie *normale* au-dessus de la bague montre en coupe transversale un épiderme formé de cellules carrées ou rectangulaires de diamètre tangentiel variant de 25 à 30  $\mu$ , et de diamètre radial variant de 23 à 27  $\mu$ .

Les cellules de l'écorce, collenchymateuses dans les assises périphériques, ont en moyenne les dimensions suivantes en partant de l'extérieur :

1 <sup>re</sup> assise :	$\frac{\text{diamètre tangentiel}}{\text{diamètre radial}}$	=	$\frac{34 \text{ à } 47}{37 \text{ à } 38}$
2 <sup>e</sup> —	$\frac{T}{R}$	=	$\frac{26 \text{ à } 35}{34 \text{ à } 41}$
12 <sup>e</sup> —	$\frac{T}{R}$	=	$\frac{43 \text{ à } 50}{31 \text{ à } 44}$
Parenchyme cortical interne	$\frac{T}{R}$	=	$\frac{43 \text{ à } 61}{89 \text{ à } 111}$

La cavité de la moelle est circulaire et a un diamètre de 6 mm. 5

Dans la partie *encerclée*, nous remarquons que la cavité centrale s'est en partie comblée, qu'elle présente une forme aplatie comme dans le *Dahlia*, le *Datura*, etc... ; un fléchissement du cercle libéro-ligneux s'est produit en prenant appui sur deux points diamétralement opposés ; l'épaisseur de la cavité n'est plus que de 1 mm. environ.

Si nous comparons les parties externes situées du côté de la pointe de la cavité et du côté du fléchissement, nous observons des modifications anatomiques différentes.

Du côté qui n'a pas fléchi, l'épiderme a des cellules de diamètre tangentiel variant de 26 à 29  $\mu$  et de diamètre radial variant de 11 à 12  $\mu$ .

En partant de l'extérieur les assises du parenchyme cortical ont pour dimensions :

1 <sup>re</sup> assise .....	$\frac{T}{R} = \frac{23 \text{ à } 38}{20 \text{ à } 21}$
2 <sup>e</sup> — .....	$\frac{T}{R} = \frac{22 \text{ à } 25}{17 \text{ à } 22}$
12 <sup>e</sup> — .....	$\frac{T}{R} = \frac{28 \text{ à } 38}{42 \text{ à } 45}$
Parenchyme interne .....	$\frac{T}{R} = \frac{29 \text{ à } 58}{35 \text{ à } 93}$

Mais, en face de la partie fléchie, les cellules sont beaucoup plus allongées radialement :

Epiderme .....	$\frac{T}{R} = \frac{17 \text{ à } 24}{17 \text{ à } 21}$
1 <sup>re</sup> assise du parenchyme cortical .....	$\frac{T}{R} = \frac{25 \text{ à } 30}{25 \text{ à } 30}$
2 <sup>e</sup> — .....	$\frac{T}{R} = \frac{17 \text{ à } 30}{43 \text{ à } 44}$
12 <sup>e</sup> — .....	$\frac{T}{R} = \frac{20 \text{ à } 25}{55 \text{ à } 75}$
Parenchyme interne. ....	$\frac{T}{R} = \frac{34 \text{ à } 44}{105 \text{ à } 120}$

Nous retrouvons encore ici un affaissement de la moelle, un fléchissement du cercle libéro-ligneux, un allongement du collenchyme en face du fléchissement.

### j) Tige de *Phytolacca decandra* L.

Les conclusions concernant les différents exemplaires de cette plante étant analogues à celles qui ont été exposées dans les chapitres précédents, nous décrirons très brièvement un seul exemplaire.

La bague est restée en place du 24 juin au 8 juillet.

Le diamètre de la partie encerclée est de 7 mm. 4 et dans la région normale au-dessous de la bague : 10 mm. 6.

Nous renvoyons pour la description des tiges normales des Phytolaccacées aux ouvrages de REGNAULT [238] et de C. SCHULZE [268].

Dans la partie *normale* (phot. 36, pl. XVIII) de notre exemplaire, les cellules de l'épiderme sont allongées tangentially; elles ont une épaisseur radiale moyenne de 19  $\mu$  et une longueur tangentielle variant de 32 à 44  $\mu$ ; les plus allongées présentent une jeune paroi radiale.

Les cellules du collenchyme ont des dimensions plus variables : dans le sens radial elles varient de 16 à 38  $\mu$ , dans le sens tangentiel de 18 à 44  $\mu$ .

Les cellules du parenchyme cortical interne varient également de taille. Certaines sont à peine plus allongées tangentially que radialement, mais la plupart le sont beaucoup plus. Les dimensions radiales varient de 26 à 49  $\mu$ , et, les dimensions tangentielles de 32 à 122  $\mu$ . Parmi les plus étirées, par exemple parmi celles dont le rapport  $\frac{T}{R}$  atteint 2,5 ou même 2,2, nous en trouvons plusieurs présentant de jeunes parois radiales.

La cavité médullaire commençait à se former.

Dans la partie *encerclée*, nous voyons que la moelle présente une très petite cavité.

Les cellules de l'épiderme sont beaucoup plus petites que dans la partie normale : leur diamètre radial égale en moyenne 15  $\mu$  et leur diamètre tangentiel varie de 13 à 30  $\mu$ ; elles ne présentent pas de jeunes parois radiales.

Nous observons des fléchissements de l'anneau libéro-ligneux qui sont moins marqués que dans les tiges précédemment décrites car ils s'étendent sur une grande longueur ; comme dans les tiges précédentes, les cellules du collenchyme sont très étirées radialement en face de ces fléchissements (phot. 37, pl. XVIII) : leur diamètre tangentiel varie de 10 à 14  $\mu$  alors que leur dimension radiale atteint facilement 87  $\mu$ .

Dans les régions qui ne sont pas situées en face des fléchissements, les cellules du collenchyme ne sont pas étirées : leur dimen-

sion tangentielle varie en effet de 13 à 17  $\mu$ , leur dimension radiale de 10 à 19  $\mu$ .

Les cellules du parenchyme cortical interne sont également plus allongées radialement en face des fléchissements, leur dimension tangentielle est, en moyenne, de 53  $\mu$  et leur dimension radiale varie de 54 à 79  $\mu$ .

---

## CONCLUSIONS

---

Nous allons essayer, maintenant, de dégager les principaux résultats de ces recherches :

1<sup>o</sup> Nous avons montré que des étirements de cellules existent chez les végétaux et qu'ils sont, le plus souvent, suivis de divisions cellulaires par des parois perpendiculaires à la direction de la traction.

2<sup>o</sup> Nous avons montré que des phénomènes d'étirement peuvent être provoqués par des formations anormales pathologiques (galles), qu'ils sont suivis également de divisions cellulaires et nous en avons profité pour étudier plus en détail deux de ces galles qui ne nous semblaient pas avoir été étudiées avant nous.

3<sup>o</sup> Nous avons montré qu'en modifiant la forme d'un organe (fruit de Potiron), nous avons provoqué des phénomènes d'étirement suivis de divisions cellulaires.

4<sup>o</sup> Nous avons montré qu'en empêchant, avec des bagues, la croissance en épaisseur des tiges et par conséquent l'étirement tangentiel des cellules, nous avons également empêché les divisions cellulaires qui se produisent généralement à la suite de cet étirement.

5<sup>o</sup> Enfin, dans quelques-unes de ces tiges, celles à moelle creuse, nous avons observé un étirement radial de certains tissus périphériques, suivi de divisions cellulaires par des parois perpendiculaires à l'allongement des cellules, c'est-à-dire par des parois tangentialles ; et nous avons essayé d'expliquer cet étirement par une traction sur les tissus externes provoquée par un fléchissement du bois ; un certain nombre de faits à l'appui nous ont autorisé à exprimer cette hypothèse. Nous ne rejetons pas, systématiquement, celle qui consiste à admettre que c'est le collenchyme et l'écorce qui, se développant vers le point de moindre résistance, refouleraient le bois vers l'intérieur ; il est probable que les deux facteurs interviennent en même temps. Mais étant donné :

que, dans les tiges normales, les tissus périphériques sont étirés passivement et ne s'accroissent que juste ce qu'il faut pour suivre la croissance des tissus plus internes ;

que, dans l'Erable, nous avons observé un fléchissement de l'anneau ligneux sans allongement radial des cellules de l'écorce ;

que, dans l'*Helianthus*, nous avons vu que les fléchissements du bois ne s'accompagnaient pas d'un allongement radial des cellules du collenchyme quand un faisceau de fibres, se trouvant entre les deux tissus, ne se laissait pas entraîner par le fléchissement, qu'il se produisait, alors, une déchirure des cellules situées entre les fibres et le bois (phot. 29 et 30, pl. XVII) et une traction sur les cellules bordant le paquet de fibres ;

nous préférions expliquer le fléchissement du cercle ligneux par les forces tangentielles dues à l'intercalation continue du nouveau bois dans l'anneau préexistant, fléchissement facilité peut-être un peu par la poussée du liber. [Ce dernier est en effet souvent plus épais en face du fléchissement (Erable, phot. 15, 16 pl. XV, *Datura*, phot. 33 et 35 pl. XVIII), épaississement dû, en grande partie d'ailleurs, à ce que les cellules sont plus allongées radialement] et peut-être aussi, mais faiblement, par la poussée de l'écorce (bien qu'on puisse éliminer cette poussée dans l'Erable et l'*Helianthus*).

A nos conclusions concernant les tiges encerclées, on peut formuler une objection sérieuse, c'est qu'il s'est ajouté un autre facteur : la *pression*.

Nous ne reviendrons pas, ici, sur les faits qui nous ont permis d'attribuer à l'étirement la formation des parois tangentielles dans les cellules allongées radialement que nous avons rencontrées dans les tissus périphériques de nos tiges creuses ; nous discuterons simplement le rôle possible de la pression sur les divisions cellulaires. Pour cela nous diviserons les cas étudiés dans ce travail en deux groupes :

1<sup>er</sup> groupe : Cas normaux (Gui), cas pathologiques (Galles), cas des tiges pleines (Rosier, Laurier-cerise, Cornouiller, Erable) ou à moelle non encore déchirée (*Helianthus* jeune).

De deux choses l'une :

a) ou bien la compression empêche les divisions cellulaires, alors ce n'est pas elle qui peut provoquer les divisions tardives que nous avons observées dans les tiges normales ou dans les galles.

b) ou bien la compression provoque les divisions cellulaires, alors pourquoi observe-t-on moins de divisions dans les tiges avec des bagues ?

**II<sup>e</sup> groupe : Cas des tiges creuses :**

a) ou bien la compression empêche les divisions cellulaires, alors ce n'est pas elle qui provoque les divisions anormales que nous avons observées.

b) ou bien la compression provoque des divisions cellulaires, dans ce cas nous savons d'après KNY que les membranes se forment parallèlement à la force. Comment cette dernière est-elle dirigée dans nos tiges encerclées ? — Deux hypothèses :

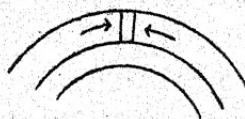


Fig. 21.

1<sup>o</sup> la pression serait dirigée perpendiculairement à la surface de la bague, alors elle provoquerait des divisions en désaccord avec la loi de KNY.

2<sup>o</sup> la compression circulaire due à la bague se traduirait par des forces tangentiellés (fig. 21), ce qui est plus probable. L'objection est, ici, plus sérieuse, car les membranes cellulaires nouvellement formées sont ici parallèles à la force, comme le veut la loi de KNY. Mais, en admettant même que l'on veuille expliquer l'allongement radial du collenchyme par ces pressions tangentielles, et non par la traction due au fléchissement de l'anneau ligneux, nous pouvons encore, pour la cellule, ramener cette explication à un étirement radial. Nous savons, en effet, que si nous emprisonnons une bulle de savon entre deux lames de verre, elle nous apparaît en section optique comme un système de cellules régulièrement hexagonales ; mais, si nous pressons les lames un peu plus l'une contre l'autre, les hexa-

gones se déforment (RHUMBLER cité par D'A. W. THOMPSON [288, p. 322, fig. 125]) et s'étirent parallèlement aux lames de verre, c'est-à-dire perpendiculairement à la force pressante.

En étudiant les galles d'*Oxyna nebulosa* sur *Chrysanthemum Laucanthemum*, nous avons, par hasard, rencontré un jeune rhizome qui avait été comprimé en un endroit de sa surface par une jeune radicelle. Il s'était produit, à l'endroit de la compression, une légère concavité elliptique, dans laquelle la radicelle s'était, pour ainsi dire, nichée (il y a même eu, en certains points, concrescence des deux organes). Alors que les cellules corticales du rhizome étaient à

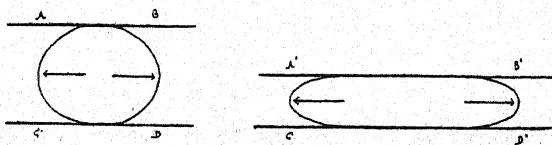


Fig. 22.

peine plus allongées tangentiellement que radialement et mesuraient environ  $11\ \mu$  sur  $8\ \mu$  (soit un rapport  $\frac{T}{R} = 1,4$ ), celles de la partie comprimée, sous l'action de la pression, étaient fortement étirées tangentiellement et mesuraient environ  $26\ \mu$  sur  $6\ \mu$ , soit un rapport  $\frac{T}{R} = 4,3$ ; quelques unes de ces cellules s'étaient même divisées et présentaient une jeune paroi dirigée radialement.

Pour démontrer sa loi, L. KNY comprime des spores d'*Equisetum* ou des œufs de *Fucus* entre des plaques de verre et il estime que ces cellules sont comprimées quand les spores se sont aplatis ou quand des œufs ont éclaté. Mais, alors, puisque ces spores sont écrasées, elles ont dû s'étendre parallèlement aux lames de verre (comme la bulle de savon) et pour ces cellules, le résultat n'est-il pas le même que si elles avaient été étirées par une traction externe ?

Quand on comprime un ballon de baudruche, plein d'un fluide quelconque, entre deux lames de verre, il y a diminution des dimen-

sions AC et BD et allongement des dimensions AB et CD (fig. 22) ; par conséquent le ballon s'étire (1).

Il en est exactement de même si l'on étire le ballon par une traction (fig. 23). Et alors pour nos cellules de *Dahlia*, *Helianthus*, *Datura*, *Ricinus*, *Phytolacca*, la traction radiale ou la compression tangentielle reviendrait au même et se ramènerait à un étirement provoqué dans une hypothèse par une traction externe, et dans l'autre par une augmentation de pression interne (cette augmentation existe sous l'action de la pression puisque une partie des œufs de *Fucus* comprimés par KNY arrivent à éclater).

Charlotte UMBREIT [294] étira, avec des aiguilles, des cellules adipeuses de l'homme et vit qu'elles prenaient des formes elliptiques.

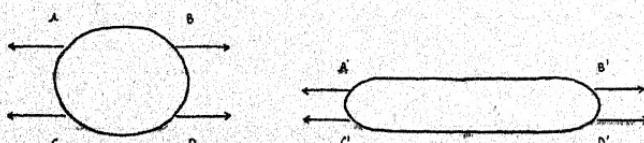


Fig. 23.

En les comprimant fortement elles subissent un allongement et un aplatissement. Les cellules comprimées représentées dans la fig. 2, de la page 401 de son article nous rappellent les cellules étirées observées dans notre Potiron et dans les cellules périphériques de la galle de Marguerite.

Quant à nos tiges du type *Rosa*, *Cornus*, *Prunus Laurocerasus*, la compression provoquée par la bague n'amène pas de divisions cellulaires parce que les cellules ne peuvent s'étirer dans aucun sens, et dans ces cas, la pression ne peut se ramener, pour la cellule, à un étirement.

Nous pouvons donc, il nous semble, dire que l'étirement des cellules provoque des divisions cellulaires et que ces divisions se font par des parois perpendiculaires à la direction de cet étirement.

(1) En réalité, il y a aussi augmentation du diamètre, perpendiculaire au plan de la figure, si le ballon est isolé, mais, nos cellules ne sont pas isolées et sont maintenues par les autres assises cellulaires situées au-dessus et au-dessous du plan de la coupe, et se comportent comme si le diamètre du ballon perpendiculaire au plan de la figure ne pouvait augmenter pour une raison quelconque (présence d'autres ballons ou d'un autre obstacle.)

Dans ce travail, nous nous sommes attachés pour ainsi dire uniquement à un facteur : l'étirement. Nous avons voulu, simplement, montrer que l'étirement des cellules, qui est très fréquent dans les tissus normaux et pathologiques des végétaux, avait une grande influence sur la forme des cellules, le nombre des divisions cellulaires et le sens de celles-ci, et quelle était cette influence ; mais, il est évident qu'il n'y a pas que ce facteur qui agisse sur les divisions cellulaires ; ils sont très nombreux et très complexes, et il serait vain de vouloir doser actuellement le rôle de chacun d'eux et de dire exactement où son action commence et quand elle cesse. Ce n'est que lorsque l'on connaîtra l'influence possible de chacun des facteurs que l'on pourra, un jour, arriver à préciser le rôle exact qui revient à chacun d'eux. Si ce modeste travail pouvait aider le savant à qui incombera cette tâche, notre but serait largement rempli.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

1. APPEL (Otto). — Über Phyto- und Zoomorphosen. Königsberg, Dr. v. R. Leupold, 1899. (*Dissert. Würzburg*),
2. BAILLON (H.). — Traité de botanique médicale phanéroga-  
mique. Paris, Hachette, 1884.
3. BALDRATI (I.). — Appunti di Cecidiologia. *Nuovo Giornale  
botanico italiano*. Nuova serie, vol. VII, 1900, pp. 5-95, pl. I-VI.
4. BALL (Oscar Melville). — Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Leipzig, Borntraeger, 1903, (*Dissert. Leipzig*), et : *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXIX, pp. 305-342, pl. VI-VII.
5. BARBER (Kate G.). — Comparative histology of fruits and seeds of certain species of Cucurbitaceae. *Botanical Gazette*, vol. XLVII, 1909, pp. 263-320.
6. BARSICKOW (Max). — Über das secundäre Dickenwachstum der Palmen in den Tropen. Würzburg, A. Stuber, 1901, (*Dissert. Würzburg*), et : *Verhandl. der phys.-med. Ges. Würzburg*, N. F. Bd. XXXIV, 1901, pp. 213-245.
7. BARY (A. de). — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorga-  
ne der Phanerogamen und Farne. Leipzig, W. Engelmann, 1877, (*Handb. d. physiol. Bot.*, hrsg. v. Wilh. Hofmeister, Bd. III).
8. BATAILLON (E.). — Nouvelles recherches sur le mécanisme de l'évolution. Les premiers stades du développement chez les poissons et les Amphibiens. *Arch. zool. exp.*, sér. 3, t. V, 1897, pp. 281-317, pl. XIII-XIV.
9. BENECKE (W.) und JOST (L.). — Pflanzenphysiologie, Bd. II, Iéna, Fischer, 1923.
10. BERTRAND (C. Eug.). — Loi des surfaces libres. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. XXXI, 1884, pp. 2-12.
11. BESSER (Félix). — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie von Blüten- und Fruchtstielen. Lößnitz, Dr. v. C. W. Sulze, 1886. (*Dissert. Leipzig*).
12. BLOCH (Mme E.). — Sur quelques anomalies de structure des plantes alpines. *Rev. gén. de Bot.*, t. XXII, 1910, pp. 281-290.
13. BLOCH (Mme E.). — Sur les modifications produites dans la structure des racines et des tiges par une compression extérieure. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLVIII, 1914, pp. 1701-1703.

14. BLOCH (Mme E.). — Modifications anatomiques des racines par action mécanique. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXIX, 1919, pp. 195-197.
15. BLOCH (Mme E.). — Le rôle des actions mécaniques dans la croissance en épaisseur des racines et des tiges. *C. R. des Séances de la Soc. de Biol.*, 26 nov. 1921, pp. 984-986.
16. BLOCH (Mme E.). — Dissymétries de structure de rhizomes soumis à certaines actions mécaniques. Leur étude expérimentale. Paris, Masson, 1924, (*Thèse Doct. ès-Sc. nat., Paris*), et, *Ann. Sc. nat., Bot.*, ser. 10, t. VI, 1924, pp. 169-224.
17. BOODLE (L. A.). — On lignification in the phloem of *Helianthus annuus*. *Ann. of Bot.*, vol. XVI, 1902, pp. 180-183.
18. BORDNER (John S.). — The influence of traction on the formation of mechanical tissue in stems. *Bot. Gazette*, vol. XLVIII, 1909, pp. 251-274.
19. BORN (G.). — Über Druckversuche an Froscheiern. *Anat. Anz.*, Bd. VIII, 1893, pp. 609-627.
20. BORN (G.). — Über neue Kompressionsversuche an Froscheiern. *Jahresber. der Schles. Ges. vaterl. Kultur.* Jahrg. LXXII, Abt. 2, b, 1894, pp. 47-56.
21. BOUYGUES (H.). — La pression de la zone cambiale proprement dite de la tige a-t-elle une influence sur l'orientation des cloisons de l'assise phellogénique. *Bull. Soc. bot. Fr.*, t. LXXVII, 1930, pp. 374-383.
22. BRAEM (F.). — Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die entwicklungsmechanischen Studien von H. Driesch. *Biol. Centralbl.*, Bd. XIII, 1893, pp. 146-151.
23. BRAEM (F.). — Ueber den Einfluss des Druckes auf die Zelltheilung und über die Bedeutung dieses Einflusses für die normale Einfurchung. *Biol. Centralbl.*, Bd. XIV, 1894, pp. 340-353.
24. BROWNE (Ethel Nicholson). — Effects of pressure on *Cunningia* eggs. *Arch. Entw.-mech.*, Bd. XXIX, 1910, pp. 243-254.
25. BRUSH (W. D.). — The formation of mechanical tissue in the tendrils of *Passiflora caerulea* as influenced by tension and contact. *Bot. Gazette*, vol. LIII, 1912, pp. 453-477.
26. BÜCHER (Hermann). — Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induction. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XLIII, 1906, pp. 271-360.
27. CAVE (Charles). — Structure et développement du fruit. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 5, t. X, 1868, pp. 123-190, pl. I-IV.
28. CHATIN (Ad.). — Anatomie comparée des végétaux. Plantes parasites. Paris, Baillière, 1892, 2 vol.
29. CIESLAR (A.). — Das Rothholz der Fichte. *Centralbl. f. d. ges. Forstwesen*, 1896, p. 149.
30. CONKLIN (Edwin G.). — Experimental studies on nuclear and cell division in the eggs of *Crepidula plana*. *Journ. Acad. nat. Sc. Philadelphia*, vol. XV, sér. 2, 1912, pp. 501-591, pl. XLIII-LIX.

31. CONNOLD (E. T.). — British vegetable Galls : introduction to their study. London, Hutchinson, 1901.
32. COSTANTIN (J.). — Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 7, t. III, 1886, pp. 94-162, pl. II-VI.
33. DAMM (Otto). — Ueber den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dicotyledonen. Cassel, Dr. v. Gebr. Gotthelft, 1901, (*Dissert. Basel*), et : *Beih. z. bot. Centralbl.*, Bd. XI, 1902, pp. 219-260.
34. DARWIN (Charles). — Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes, trad. de l'anglais sur la 2<sup>e</sup> éd. par Richard Gordon. 2<sup>e</sup> éd. Paris, C. Reinwald, 1890.
35. DECAISNE (J.). — Mémoire sur le développement du pollen, de l'ovule et sur la structure des tiges du Gui (*Viscum album*). Bruxelles, Hayez, 1840. (*Extr. du t. XIII des Mém. de l'Ac. roy. de Bruxelles*).
36. DEDERER (Pauline H.). — Pressure experiments on the egg of *Cerebratulus lacteus*. *Arch. Entw.-mech.*, Bd. XXIX, 1910, pp. 225-242.
37. DENNERT (E.). — Anatomische Metamorphose der Blüthenstandaxen. *Botanische Hefte. Forsch. aus dem Bot. Gart. zu Marburg*, t. II, 1887, pp. 128-217, pl. III.
38. DERSCHAU (Max v.). — Einfluss von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele... Frankfurt a. M., Dr. v. Werner und Winter, [1894], (*Dissert. Leipzig*).
39. DETLEFSEN (Emil). — Ueber Dickenwachsthum cylindrischer Organe. (*Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg hrsg. v. J. Sachs*, Bd II, pp. 18-45. Leipzig, W. Engelmann, 1882), (*Dissert. Würzburg*, 1877).
40. DETLEFSEN (Emil). — Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachstums verholzter Achsen und Wurzeln (*Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg hrsg. v. J. Sachs*, Bd. II, pp. 670-887, Leipzig, W. Engelmann, 1882).
41. DEVAUX (H.). — Recherches sur les lenticelles. Etude sur les conditions physiologiques de l'accroissement et de la différenciation de la cellule et des tissus. *Ann. Se. nat., Bot.*, sér. 8, t. XII, 1900, pp. 1-229, pl. 1-6.
42. DEVAUX (H.). — Accroissement tangentiel des tissus situés à l'extérieur du cambium. *Mém. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux*, sér. 5, t. V, 1901, pp. 47-58.
43. DE VRIES (Hugo). — Ueber den Einfluss des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes. *Flora*, Bd. XXX, 1872, pp. 241-246, et : De Vries (Hugo). — *Opera e periodicis collata*, vol. IV. Utrecht, A. Oosthoek, 1920, pp. 1-6.
44. DE VRIES (Hugo). — Ueber den Einfluss des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes. Verläufige Mittheilung. *Flora*, Bd. XXXIII, 1875, pp. 97-102, et : De Vries (Hugo). — *Opera e periodicis collata*, vol IV. Utrecht, A. Oosthoek, 1920, pp. 14-18.

45. DE VRIES (Hugo). — De l'influence de la pression du libar sur la structure des couches ligneuses annuelles. *Arch. néerl. des Sc. ex. et nat.*, t. XI, 1876, pp. 1-50, pl. I-VIII, et : De Vries (Hugo). — Opera et periodicis collata, vol. IV. Utrecht, A. Oosthoek, 1920, pp. 26-69, 8 pl.
46. DE VRIES (Hugo). — Ueber Wundholz. *Flora*, Bd. XXXIV 1876, pp. 2-8, 17-25, 38-45, 49-55, 81-88, 97-108, 113-121, 129-139, pl. I-III, et : De Vries (Hugo). — Opera e periodicis collata, vol. IV. Utrecht, A. Oosthoek, 1920, pp. 70-132, 3 pl.
47. DIPPEL (Léopold). — Das Mikroskop und seine Anwendung. Braunschweig, F. Vieweg u. Sohn, 1869, 2 vol.
48. DOULIOT (H.). — Recherches sur le périderme. *Ann. Sc. nat., Bot.* sér. 7, t. X, 1889, pp. 324-395.
49. DRIESCH (Hans). — Entwicklungsmechanische Studien. IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen, (Wirkungen von Wärmezufuhr und von Druck). *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. LV, 1893, pp. 10-29, pl. II.
50. DRIESCH (Hans). — Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. *Anat. Anzeiger*, Bd. VIII, 1893, pp. 348-357.
51. DRIESCH (Hans). — The science and philosophy of the organism. The Gifford lectures delivered before the University of Aberdeen in the year 1907. London, A. and Ch. Black, 1908.
52. DÜRKEN (Bernhard). — Lehrbuch der Experimentalzoologie. Experimentelle Entwicklungslehre der Tiere. 2te Aufl., Berlin, Borntraeger, 1928.
53. DUHAMEL du MONCEAU. — De l'exploitation des bois. 2<sup>e</sup> partie. Paris, Chez H. L. Guerin et L. F. Delatour, 1764.
54. DUMORTIER (B. C.). — Recherches sur la structure comparée et le développement des animaux et des végétaux. Bruxelles, Hayez, 1832.
55. DUTROCHET (H.). — Recherches sur l'accroissement et la reproduction des végétaux. *Mém. du Muséum d'Hist. nat.*, t. VII, 1821.
56. DUTROCHET (H.). — Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, t. I. Paris, J.-B. Bailliére, 1837.
57. EBERHARDT. — Modifications dans l'écorce primaire chez les Dicotylédones. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXVIII, 1899, pp. 463-466.
58. EICHLER (A. W.). — Über die Verdickungsweise der Palmensäfte. *Sitzungsber. Akad. d. wiss.*, Berlin, Bd. XXVIII, 1886, pp. 501-508, pl. V.
59. ELFVING (Fredr.). — Zur Kenntniss der Krümmungserscheinungen der Pflanzen. *Oefversigt af Finska Vet.-Soc. Förhandl.*, Bd. XXX, 1887-88, pp. 98-102.
60. FAURE (A. L.). — Etude organographique, anatomique et pharmacologique de la famille des Cornacées. Lille, Imp. Centrale du Nord, 1924, (*Thèse Doct. Univ. Pharmacie. Lille*).

61. FEDDE (Friedrich). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Solanaceae. Breslau, A. Schreiber, s. d. (*Dissert. Breslau*, 1896).
62. FLASKÄMPER (Paul). — Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäss- und Sklerenchymbildung von äusseren Faktoren, nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorhizie bei Dicotylen. *Flora*, Bd. CI (N. F. Bd. I.), 1910, pp. 181-219.
63. FLATTERS (Abraham). — Methods in microscopical research. Vegetable histology. London, Manchester, Sherratt and Hughes, 1905.
64. FLOT (Léon). — Recherches sur la zone pérимédullaire de la tige. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 7, t. XVIII, 1893, pp. 37-112, pl. III-VI.
65. FOCKEU (H.). — Sur quelques cépidies orientales. *Rev. gén. de Bot.*, t. IX, 1897, pp. 48-57, 103-118, pl. 7-8.
66. FONTAINE (Maurice). — De l'action des fortes pressions sur les cellules végétales. *C. R. hebd. des Séances de la Soc. de Biol.*, t. CI, 1929, pp. 452-454.
67. FONTAINE (Maurice). — Recherches expérimentales sur les réactions des êtres vivants aux fortes pressions. Paris, Ed. Blondel La Rougery, 1930, (*Thèse Doct. ès-Sc. nat., Paris*), et : *Ann. de l'Inst. océanographique*, t. VIII, 1930, pp. 1-100.
68. FRANK (Albert Bernhard). — Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig, W. Engelmann, 1868.
69. FRANKE (Max). — Beiträge zur Kenntniss der Wurzelverwachsungen. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, Bd. III, 1883, pp. 307-334, pl. XVI-XVII.
70. FRON (G.). — Traité élémentaire de manipulations de botanique appliquée à l'étude des plantes agricoles. Paris, Ch. Amat, 1907.
71. GARCIN (A. G.). — Recherches sur l'histogénèse des péricarpes charnus. Paris, Masson, 1890, (*Thèse Doct. ès-Sc. nat., Paris*, 1891) et : *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 7, t. XII, 1890, pp. 175-401, pl. 23-26.
72. GARNIER (Gabriel). — Sur une diptérocécidie florale : *Senecio Jacobaea* L. attaqué par *Stictodiplosis Jacobaeae* H. Löw. Paris, Jouve, 1928. (*Dipl. Et. sup. Paris*.)
73. GAUCHER (Louis). — Recherches anatomiques sur les Euphorbiacées. Paris, Masson, 1902 (*Thèse Doct. ès-Sc. nat., Paris*), et : *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 8, t. XV, 1902, pp. 161-309.
74. GAUCHER (Louis). — La membrane cellulaire chez les végétaux. Montpellier, Imp. G. Firmin, Montane et Sicardi, 1904 (*Thèse Agrég. Pharmacie, Paris*).
75. GEHMACHER (A.). — Untersuchungen über den Einfluss des Rindendruckes auf das Wachstum und den Bau der Rinden. *Sitz.-Ber. K. K. Akad. Wiss. Wien*, Bd. LXXXVIII, Abt. 1, pp. 878-896, 1 pl.
76. GERBER (Albert). — Über die jährliche Korkproduction im Oberflächenperiderm einiger Bäume. Halle, Buchdr. v. E. Karras, 1883 (*Dissert. Halle*).

77. GERTZ (O.). — Panachering hos *Mercurialis perennis*. *Botaniska Notize*, 1919. Cité d'après Küster [161].
78. GIARD (Alfred). — Note sur l'organe appelé *spatula sternalis* et sur les tubes de Malpighi des larves de Cécidomyes. *Bull. des Séances et Bull. bibliogr. de la Soc. entomol. de Fr.*, 1893, pp. LXXX-LXXXIV, (Suppl. aux *Ann. Soc. entomol.*, vol. LXII, 1893), et : Giard (Alfred) : Œuvres diverses. t. II. Paris, Labor. d'évol. des êtres organisés, 1913, pp. 453-457.
79. GIESENHAGEN (K.). — Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. Ein Beitrag zur Entwicklungsmechanik vegetabilischer Gewebe. Stuttgart, Fr. Grub, 1905.
80. GILTAY (E.). — Sur le collenchyme. *Arch. néerl. des Sc. ex. et nat.*, t. XVII, 1882, pp. 432-459.
81. GIROD (Paul). — Manipulations de Botanique. Paris, J.-B. Baillière et fils, 1895.
82. GÖBEL (K.). — Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 2 te Aufl. Teil I: Allgemeine Organographie. Iéna, G. Fischer, 1913.
83. GRABERT (Wilhelm). — Über den Einfluss allseitiger radiauer Wachstumshemmung auf die innere Differenzierung des Pflanzentengels. Halle, O. Lützenkirchen, 1914 (*Dissert. Halle*).
84. GRAVIS (A.). — Contribution à l'étude anatomique du raccourcissement des racines. *Ac. roy. Belg., Bull. de la Cl. des Sc.*, sér. 5, t. XII, 1926, pp. 48-69.
85. GRAY (Asa). — Darwin's movements and habits of climbing plants. *Scientific papers of Asa Gray selected by Charles Sprague Sargent*, t. I. London, Macmillan, 1889. pp. 158-180.
86. GREEMANN (Jesse More). — Monographie der nord- und centralamerikanischen Arten der Gattung. *Senecio. Botan. Jahrbücher...*, t. XXXII, 1903, pp. 1-33.
87. GROSSENBACHER (J. G.). — The periodicity and distribution of radial growth in trees and their relation to the development of « annual » rings. *Transact. of the Wisconsin Academy of Sc., Arts and Letters*, t. XVIII, 1916, pp. 1-77.
88. GUÉGUEN (F.). — Emploi du salicylate de méthyle en histologie. *C. R. des Séances et Mém. de la Soc. Biol.*, t. L, 1898, pp. 285-287.
89. GÜNTHART (A.). — Prinzipien der physikalischkausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. Iéna, G. Fischer, 1910.
90. GÜNTHART (A.). — Über die bei der Blütenbildung wirkenden mechanischen Faktoren. *Die Naturwissenschaften*, Bd. I, 1913, pp. 1147-1151, 1167-1169.
91. GÜNTHART (A.). — Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Funktion unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. *Beih. z. bot. Centralbl.*, Bd. XXXV, Abt. 1, 1918, pp. 60-170.

92. HABERLANDT (G.). — Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd XIII, 1882, pp. 74-188, pl. III-VIII.

93. HABERLANDT (G.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XVII, 1886, pp. 359-498, pl. XXI-XXVII.

94. HABERLANDT (G.). — Ueber experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs an *Conocephalus ovatus* Trec.. *Botanische Unters. S. Schwendener, zum 10. Februar 1899 dargebracht*, Berlin, Borntraeger, 1899, pp. 104-119.

95. HABERLANDT (G.). — Physiologische Pflanzenanatomie. 3 te Aufl., Leipzig, W. Engelmann, 1904.

96. HÄBERMEHL (Karl). — Die mechanischen Ursachen für die regelmässige Anordnung der Teilungswände in Pflanzenzellen. Kaiserslautern, Thiemesche Dr., 1909 (*Dissert. Techn. Hochsch. München*).

97. HALLBAUER (Walter). — Über den Einfluss allseitiger mechanischer Hemmung durch einen Gipsverband auf die Wachstumzone und die innere Differenzierung der Pflanzen. Borna-Leipzig, Buchdr. R. Noske, 1909 (*Dissert. Leipzig*).

98. HANSTEIN (Johannes von). — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Baumrinde. Berlin, W. F. Müller 1853.

99. HARTIG (Robert). — Lehrbuch der Baumkrankheiten. 2 te Aufl., Berlin, Springer, 1889.

100. HARTIG (Robert). — Wachsthumsuntersuchungen an Fichten. *Forsl.-naturwiss. Zeitschr.* Bd. V, 1896, pp. 1-15, 33-45.

101. HARTIG (Robert). — Das Rothholz der Fichte. *Forsl.-naturwiss. Zeitschr.* Bd. V, 1896, pp. 96-109, 157-169.

102. HARTIG (Robert). — Holzuntersuchungen Altes und Neues. Berlin, J. Springer, 1901.

103. HARTING (G.). — Recherches micrométriques sur le développement des parties élémentaires de la tige annuelle des plantes dicotylédonées. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 3, t. IV, 1845, pp. 210-279.

104. HAUG (Emile). — Traité de géologie. 2<sup>e</sup> tirage, t. I. Paris, Armand Colin, 1911.

105. HEGLER (R.). — Untersuchungen über den Einfluss der Zugkräfte auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. *Ber. über die Verhandlungen der kgl. sächs. Ges. der Wiss. zu Leipzig, Math.-phys. Classe*, Bd. XLIII, 1891, pp. 638-643.

106. HEGLER (Robert). — Ueber den Einfluss des mechanischen Zugs auf das Wachsthum der Pflanze. *Beitr. zur Biol. der Pflanzen*. Bd. VI, 1893, pp. 383-416, pl. XII-XV.

107. HEINRICHER (Emil). — Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speciell der deutschen Flora. Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Laubblätter. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XV, 1884, pp. 502-567, pl. XXVII-XXXI.

108. HENDEL (Friedrich). — Trypetidae. Stuttgart, E. Schweiz.

zerbart, 1927. (*Die Fliegen der palaearktischen Region* hrsg.v. Erwin Lindner, n° 49).

**109.** HERAIL (J.). — Recherches sur l'anatomie comparée de la tête des Dicotylédones. Paris, Masson, 1886 (*Thèse Doct. ès-Sc. nat., Paris*), et : *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 7, t. II, pp. 201-314, pl. 15-20.

**110.** HERBST (Curt). — Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. II. Hauptteil. Die formativen oder morphogenen Reize. *Biol. Centralbl.*, Bd. XV, 1895, pp. 721-745, 753-772, 792-805, 817-831, 849-855.

**111.** HERTWIG (Oscar). — Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. XLII, pp. 662-807, pl. XXXIX-XLIV.

**112.** HERTWIG (Oscar). — Experimentelle Untersuchungen über die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. *Sitz.-Ber. k. Preuss. Akad. Wiss., Phys.-Math. Kl.*, 1893, Halbband I, pp. 385-392.

**113.** HERTWIG (Oscar). — La cellule et les tissus. Eléments d'anatomie et de physiologie générales. [Livre 1<sup>er</sup>]. Trad. de l'allemand par Charles Julin. Paris, G. Carré, 1894.

**114.** HERTWIG (Oscar). — Eléments d'anatomie et de physiologie générales. [Livre second] Les tissus. Trad. de l'allemand par Charles Julin. Paris, C. Naud, 1903.

**115.** HIBBARD (R. P.). — The influence of tension on the formation of mechanical tissue in plants. *Bot. Gazette*, vol. XLIII, 1907, pp. 361-382.

**116.** HÖHNEL (Franz v.). — Ueber den Einfluss des Rinden-drückes auf die Beschaffenheit der Bastfasern der Dicotylen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XV, 1884, pp. 311-326, pl. XIII-XV.

**117.** HÖSTERMANN (Gustav). — Versuche zur vegetativen Vermehrung von Gehölzen nach dem Dahlemer Drahtungsverfahren. *Ber.d.d.bot. Ges.*, Bd. XLVIII, 1930, pp. 66-70.

**118.** HOFFMANN (Robert). — Untersuchungen über die Wirkung mechanischer Kräfte auf die Teilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen beim Aufbau des Stammes der Laub- und Nadelhölzer Sondershausen, Dr. v. Fr. Aug. Eupel, s. d., (*Dissert. Berlin*, 1885).

**119.** HOFMEISTER (W.). — Ueber die Beugungen saftreicher Pflanzenteile, nach Erschütterung. *Ber. über die Verhandl. der k. sächs. Ges. der Wiss. zu Leipzig*, Bd. XI, 1859, p. 194 ss., et : *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. II, 1860, pp. 237-266.

**120.** HOFMEISTER (W.). — Ueber Spannung, Ausflussmenge und Ausflussgeschwindigkeit von Säftenleben der Pflanzen. *Flora*, Bd. XLV (N. R. XX), 1862, pp. 97-108, 113-120, 138-152, 170-175.

**121.** HOFMEISTER (W.). — Ueber die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzenteilen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. III, 1863, pp. 77-114 (aus den *Sitzungsber. der k. sächs. Ges. der wiss.* 1860).

122. HOFMEISTER (W.). — Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer-Kryptogamen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. III, 1863, pp. 259-293, pl. VIII.

123. HOFMEISTER (W.). — Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig, W. Engelmann, 1867 (*Handb. d. physiol. Bot.* hrsg. v. Wilh. Hofmeister, Bd. I).

124. HOLROYD (R.). — Morphology and physiology of the axis in Cucurbitaceae. *Bot. Gazette*, t. LXXVIII, 1924, pp. 1-45, pl. 1-3 (*Dissert. Pennsylvania*).

125. HOTTE (Charles F.). — Ueber den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. Bonn, C. Georgi, 1901 (*Dissert. Bonn*).

126. HOUARD (C.). — Recherches anatomiques sur les galles de tiges : Pleurocécidies. Lille, Imp. L. Daniel, 1903, (*Thèse Doct. ès-Sc. nat., Paris*), et : *Bull. sc. France Belg.* t. XXXVIII [1904], pp. 140-419.

127. HOUARD (C.). — Les zoocécidies des plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. Paris, Hermann, 1908-13, 3 vol.

128. JACCARD (Paul). — Structure anatomique des racines tendues naturellement. *Verh. d. Schweiz. naturf. Ges.*, 96. *Jahresversammlung von 7-10 sept. 1913 in Frauenfeld*, Teil II, pp. 210-211.

129. JACCARD (Paul). — Structure anatomique des racines hypertendues. *Rev. gén. de Bot.*, t. XXV bis, 1914, pp. 359-372.

130. JACCARD (Paul). — Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Essai d'une théorie physiologique de leur croissance concentrique et excentrique. Lausanne, Genève, Payot, 1919.

131. JOHNSON (Henry). — Sur l'existence générale d'une propriété nouvellement observée dans les plantes et sur son analogie avec l'irritabilité des animaux. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 2, t. IV, pp. 321-332.

132. KALTENBACH (J. H.). — Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insecten. Stuttgart, J. Hoffmann, 1874.

133. KARSTEN (G.). — Methoden der experimentellen Pflanzenmorphologie. (*Handb. der biolog. Arbeitsmethoden* hrsg. v. Emil Abderhalden. Berlin; Wien; Urban und Schwarzenberg, 1924, Abt. 11, Teil I, pp. 325-394).

134. KELLER (Heinrich). — Ueber den Einfluss von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtstielen. Kiel, H. H. Peters, 1904 (*Dissert. Kiel*).

135. KERTÈSZ (C.). — Catalogus dipterorum hucusque descriptorum, vol. II. Leipzig, W. Engelmann, 1902.

136. KIEFFER. — Enumération des cérides recueillies aux Petites-Dalles, *Bull. Soc. Amis Sc. nat. de Rouen*, t. XXXIV, 1898.

137. KIEFFER. — Synopsis des zoocécidies d'Europe. *Ann. Soc. entomol. de Fr.*, vol. LXX, 1901, p. 509.

138. KILLIAN (Karl). — Beiträge zur Kenntnis der Laminarieh. *Zeitschr. f. Bot.*, Bd. III, 1911, pp. 433-494.
139. KING (Helen Dean). — The effects of compression on the maturation and early development of the eggs of *Asterias Forbesii*. *Arch. Entw.-mech.*, Bd. XXI, 1906, pp. 94-110.
140. KLEBAHN (H.). — Ueber Wurzelanlagen unter Lenticellen bei *Herminiera elaphroxylon* und *Solanum dulcamara*. Nebst einem Anhang über die Wurzelknöllchen der ersten. *Flora*, Bd. LXXIV, 1891, pp. 125-139, pl. IV.
141. KNIGHT (Thomas Andrew). — Account of some experiments on the descent of the sap in trees. *Philos. Transact. of the roy. Soc. of London*, 1803, pp. 277-289, pl. IV.
142. KNIGHT (Thomas Andrew). — On the causes which influence the direction of the growth of roots. *Philos. Transact. of the roy. Soc. of London*, 1811, pp. 209-219.
143. KNOLL (Fritz). — Untersuchungen über Längenwachstum und Geotropismus der Fruchtkörperstiele von *Coprinus stiriacus*. *Sitz. d. Kais. Wiener Akad. der Wiss. Math.-Naturw. Kl.*, Bd. CXVIII, Abt. 1, 1909, pp. 575-634.
144. KNY (L.). — Ueber das Dickenwachsthun des Holzkörpers in seiner Abhaengigkeit von aeusseren Einflussen. Berlin, Parey, 1882.
145. KNY (L.). — Ueber den Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen. *Ber. der deut. bot. Ges.*, Bd. XIV, 1896, pp. 378-391.
146. KNY (L.). — Ueber den Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen. (Zweite Mittheilung). *Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. XXXVII, 1902, pp. 55-98, pl. I-II.
147. KÖPPEN (Martin). — Ueber das Verhalten der Rinden unserer Laubbäume während der Thätigkeit des Verdickungsringes. *Nova acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae naturae curiosum* (Halle), Bd. LIII, 1899, pp. 441-496, pl. XXI.
148. KOJIMA (Hitoshi). — Division, growth and differentiation of cells in the root of *Vicia Faba* artificially inhibited from further elongation. *Journ. Dept. Agric. Kynshu imp. Univ.*, vol. III, 1931, pp. 121-147.
149. KRABBE (G.). — Über die Beziehung der Rindenspannung zur Bildung der Jahresringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. *Sitz.-Ber. Kgl. preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin*, Bd. XI, 1882, pp. 1093-1143.
150. KRABBE (G.). — Über das Wachstum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen. *Anhang z. d. Abh. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Phys. Abh.* I, 1884, pp. 1-83, 2 pl.
151. KRÄNZLIN (Hélène). — Über das Dickenwachstum der Palme *Euterpe oleracea*. *Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd. XXIV, 1906, pp. 483-489.

152. KRAUS (Gregor). — Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. *Bot. Zeitung*, Bd. XXV, 1867, pp. 105-119, 121-126, 129-133, 133-142, pl. III.
153. \*KRAUS (Gregor). — La tension du tissu et ses conséquences (Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen). Analyse par M. Millardet. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 5, t. X, 1868, pp. 70-96.
154. KÜSTENMACHER (M.). — Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildung mit Berücksichtigung des Gerbstoffes. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. XXVI, 1894, pp. 82-185, pl. V-X.
155. KÜSTER (Ernst). — Ueber Stammverwachsungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXIII, 1899, pp. 487-512, pl. V.
156. KÜSTER (Ernst). — Ueber Gewebespannungen und passives Wachstum bei Meeresalgen. (*Sitz. der Kgl. preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin*. Jahrg. 1899, Halbbd. II, pp. 819-850, pl. VI).
157. KÜSTER (Ernst). — Beiträge zur Kenntnis der Gallenatomie. *Flora*, t. LXXXVII, 1900, pp. 117-193.
158. KÜSTER (Ernst). — Cecidiologische Notizen. *Flora*, t. XC, 1902, pp. 67-83.
159. KÜSTER (Ernst). — Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. *Progressus Rei botanicae* hrsg. v. d. Association internationale des Botanistes, rédig. v. J. P. Lotsy, Bd. II, Iéna, G. Fischer, 1908, pp. 455-558.
160. KÜSTER (Ernst). — Die Gallen der Pflanzen. Ein Lehrbuch für Botaniker und Entomologen. Leipzig, S. Hirzel, 1911.
161. KÜSTER (Ernst). — Pathologische Pflanzenanatomie. 3 te Aufl. Iéna, G. Fischer, 1925.
162. KÜSTER (Ernst). — Anatomie der Gallen. Berlin, Gebr. Borntraeger, 1930 (*Handb. der Pflanzenanatomie* hrsg. v. K. Linsbauer, Abt. 1, Teil 3, Bd. V [1]).
163. KUHLA (Fritz). — Ueber Entstehung und Verbreitung des Phellogerms. Cassel, Dr. von Gebr. Gotthelft, 1897. (*Dissert. Berlin*).
164. KURZ (J.). — Beiträge zur Frage nach dem Einfluss mechanischen Druckes auf Entstehung und Zusammensetzung des Holzes. *Centralbl. f. Bakter.* Abt. 2, Bd. LV, 1922, pp. 293-298.
165. LABORIE (E.). — Sur l'anatomie des pédoncules comparée à celle des axes ordinaires et à celle des pétioles. *C. R. Ac. Sc., Paris*, t. IC, 1884, pp. 1086-1088.
166. LACAZE-DUTHIERS. — Recherches pour servir à l'histoire des Galles. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 3, t. XIX, 1853, pp. 273-354, pl. 16-19.
167. LANGERON. — Précis de microscopie. 4<sup>e</sup> éd., Paris, Masson, 1925.
168. LA RIVIÈRE. — Influence de la compression sur les tiges. (cité par Mme Bloch. [16, p. 171]).
169. LÉGER (L. Jules). — Recherches sur l'origine et les transformations des éléments libériens. *Mém. Soc. Lin. de Normandie*, vol. XIX, 1897-1898, pp. 49-183, pl. II-VIII.

170. LEMEE (E.). — Les ennemis des plantes. Catalogue raisonné des insectes cécidogènes et non cécidogènes, maladies cryptogamiques, phanérogames parasites sur les plantes vivantes, fasciations, cas de tératologie, récoltés et classés. Alençon, Typ.-Lith. Alb. Manier, 1903 (Extr. *Bull. Soc. hortic. de l'Orne*, 1902).
171. LENZ (Friedrich). — Ueber den Durchbruch der Seitenwurzeln. *Beitr. z. Biol. des Pfl.*, Bd. X, 1911, pp. 235-264.
172. LINSBAUER (K.). — Die Epidermis. Berlin, Borntraeger, 1930 (*Handbuch der Pflanzenanatomie*. hrsg. v. k. Linsbauer Abt. 1, Teil 2, Bd. IV).
173. LöWI (Emil). — Die räumlichen Verhältnisse im Fruchtknoten und in der Frucht von *Aesculus* in mathematischer Behandlung. Eine entwicklungsmechanische Untersuchung. *Oesterreichische botanische Zeitschr.*, Bd. LXIII, 1913, pp. 356-370, pl. VII-VIII.
174. MACDOUGAL (D. T.). — The mechanism of curvature of tendrils. *Ann. of Bot.*, vol. X, 1896, pp. 373-402.
175. MAGNUS (Werner). — Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Iéna, G. Fischer, 1914.
176. MARKFELD (Oskar). — Ueber das Verhalten der Blattsprünge immergrüner Pflanzen beim Dickenwachstum des Stammes oder Zweiges. *Flora*, Bd. LXVIII (N. R. XLIII), 1885, pp. 33-39, 81-90, 99-113, pl. II.
177. MEYER (G.). — Beiträge zur Kenntnis des Topinamburs. *Ber. d. d. bot. Ges.*, t. XIV, 1896, pp. 347-362.
178. MICHEELS (Henri). — Recherches sur les jeunes palmiers. *Mém. couronnés et Mém. des Savants étrangers publ. par l'Acad. roy. des Sc., des Lettres et des Beaux-Arts de Belg.* t. LI, 1889.
179. MICHEELS (Henri). — Recherches d'anatomie comparée sur les axes fructifères des Palmiers. *Mém. couronnés et Mém. des Savants étrangers publ. par l'Acad. roy. des Sc., des Lettres et des Beaux-Arts de Belg.* t. LIII, 1893-94.
180. MIRBEL. — Note sur le cambium et le liber. *Bull. des Sc. par la Soc. philomatique de Paris*, 1816, pp. 107-108.
181. MOELLER (Joseph). — Anatomie der Baumrinden. Vergleichende Studien. Berlin, J. Springer, 1882.
182. MOELLER (Joseph). — Mikroskopie der Nahrungs- und Genussmittel aus dem Pflanzenreich. 3 te neubearb. Aufl. v. Dr. C. Griebel. Berlin, J. Springer, 1928.
183. MOHL (Hugo von). — Ueber den Bau des Palmenstammes. *Vermischte Schriften botanischen Inhalts von Hugo von Mohl*. Tübingen, Fues, 1845, pp. 129-185.
184. MOHL (Hugo von). — Ueber die Cuticula von *Viscum album*. *Bot. Zeitung*, Jahrgang VII, 1849, Colon. 593-596, pl. IX.
185. MOHL (Hugo von). — Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Braunschweig, Vieweg und Sohn, 1851 (Aus Rud. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie abgedr.).

186. MOLLIARD (Marin). — Recherches sur les Cécidies florales. Paris, Masson, 1895, (*Thèse Doct. ès-Sc. nat., Paris*), et : *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 8, t. I, 1895, pp. 67-245, pl. 3-14.
187. MOLLIARD (Marin). — Sur la galle de l'*Aulax Papaveris*. *Rev. gén. de Bot.*, t. XI, 1899, pp. 209-218.
188. MOLLIARD (Marin). — Recherches physiologiques sur les galles. *Rev. gén. de Bot.*, t. XXV, 1913, pp. 225-252, 285-307, 341-370, pl. 7-9.
189. MOLLIARD (Marin). — Effets de la compression sur la structure des racines. *Rev. gén. de Bot.*, t. XXV bis, 1914, pp. 529-539, pl. 18-19.
190. MOLLIARD (Marin). — Nature de la galle que l'*Aulax minor* Hartig détermine sur le *Papaver Rhaeas*. *Bull. Soc. Pathol. vég. Fr.*, t. VI, 1919, pp. 125-132.
191. MOLLIARD (Marin). — La galle de l'*Aulax minor* Hartig. *Rev. gén. de Bot.*, t. XXXIII, 1921, pp. 273-294, pl. 46-53.
192. MORGAN (T. H.). — The effects of altering the position of the cleavage planes in eggs with precocious specification. *Arch. Entw.- mech.*, Bd. XXIX, 1910, pp. 205-224, pl. VI-VII.
193. MÜLLER (C.). — Ueber den Bau der Commissuren der Equisetenscheiden. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XIX, 1888, pp. 497-579, pl. XVI-XX.
194. MÜLLER (E. G. O.) und PAX (F.). — Cucurbitaceae. *Die natürlichen Pflanzenfamilien...* begr. v. A. Engler und K. Prantl, Teil IV, Abt. 5, pp. 1-39, Leipzig, W. Engelmann, 1894.
195. MÜLLER (N. J. C.). — Botanische Untersuchungen, vol. I. Heidelberg, C. Winter, 1877.
196. MÜLLER (Otto). — Untersuchungen über Ranken der Cucurbitaceen. *Beitr. Biol. Pflanz.*, Bd. IV, 1887, pp. 97-144, pl. V-VII.
197. MÜLLER (Rudolf). — Die Rinde unserer Laubhölzer. Breslau, Dr. von A. Neumann, s. d., (*Dissert. Breslau*, 1875).
198. NATHANSON (Alexander). — Beiträge zur Kenntnis des Waschsthumus der trachealen Elemente. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. XXXII, 1898, pp. 671-686, pl. XIII.
199. NĚMEC (Bohumil). — Ueber die kayokinetische Kerntheilung in der Wurzel spitze von *Allium Cepa*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXIII, 1899, pp. 313-336, pl. III.
200. NĚMEC (Bohumil). — Ueber Zellkern und Zelltheilung bei *Solanum tuberosum*. *Flora*, Bd. LXXXVI, 1899, pp. 214-227.
201. NĚMEC (Bohumil). — Ueber den Einfluss der mechanischen Faktoren auf die Blattstellung. *Bull. intern. Ac. Sc. de l'Empereur Fr. Joseph I. Sc. math. et nat.*, VIII<sup>e</sup> année, Prague, 1904, pp. 65-79, 1 pl.
202. NEWCOMBE (Frederick Charles). — The effect of mechanical resistance on the growth of plant tissues. Leipzig, Breitkopf and Härtel, 1893, (*Dissert. Leipzig*).

203. NEWCOMBE (Frederick Charles). — The influence of mechanical resistance on the development and life-period of cells. *Bot. Gazette*, vol. XIX, 1894, pp. 149-157, 191-199 et 229-236.
204. NEWCOMBE (Frederick Charles). — The cause and conditions of lysigenous cavity-formation. *Ann. of Bot.* vol. VIII, 1894, pp. 403-421.
205. NEWCOMBE (Frederick Charles). — The regulatory formation of mechanical tissue. *Bot. Gazette*, t. XX, 1895, pp. 441-448.
206. NICOLAS (G.). — Effets de la compression sur la structure d'une racine de *Dracaena*. *Bull. Soc. d'Hist. nat. de l'Afrique du Nord*, t. IX, 1918, pp. 114-116.
207. NÖRDLINGER (H.). — Spannt die Baumrinde im Sommer nicht? *Kritische Blät. Forst.-u. Jagdwiss.*, Bd. LII (1), 1870, pp. 253-255.
208. NÖRDLINGER (H.). — Wirkung des Rindendruckes auf die Form der Holzringe. *Centralbl. Gesam. Forstwesen*, Bd. VI, 1880, pp. 407-413.
209. NÖRDLINGER (H.). — Ovale Form des Schaftquerschnittes der Bäume. *Centralbl. Gesam. Forstwesen*, Bd. VIII, 1882.
210. OLLIVIER (Louis). — Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplication des noyaux. *Bull. Soc. bot. de Fr.*, t. XXIX, 1882, pp. 101-105, pl. I-III.
211. PENNINGTON (L. H.). — The effect of longitudinal compression upon the production of mechanical tissue in stems. *Bot. Gazette*, vol. L, 1910, pp. 257-284.
212. PERRIS. — Observations sur les insectes qui habitent les galles de *Ulex nanus* et du *Papaver dubium*. *Ann. Soc. ent. Fr.*, t. IX, 1840, pp. 88-98, pl. VI.
213. PFEFFER (W.). — Ueber Anwendung des Gypsverbandes für pflanzenphysiologische Studien. *Ber. über die Verhandl. der Kgl. sächs. Ges. der Wiss. zu Leipzig*, Math. Phys. Cl., Bd. XLIV, 1892, pp. 538-542.
214. PFEFFER (W.). — Druck- und Arbeitsleitung durch wachsende Pflanzen. *Abhdlg. der Math. Phys. Cl. der Kgl. sächs. Ges. der Wiss.* Bd. XX, n° 3, 1893, pp. 233-474.
215. PFEFFER (W.). — Physiologie végétale, trad. de l'allemand d'après la 2<sup>e</sup> édit. par Jean Friedel. Paris, t. I, Schleicher, 1905 ; t. II, Steinheil, 1912.
216. PFEIFFER (H.). — Grundlinien zur Entwicklungsmechanik der Pflanzengewebe. Berlin, Borntraeger, 1925. (*Abhandlung. z. theor. Biol.* hrsg. v. J. Schaxel, Heft XX).
217. PFLÜGER (E.). — Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. Dritte Abhandlung, Bonn, E. Strauss, 1884, (Separat. Abdr. aus *Pflüger's Archiv. f. d. ges. Physiologie*, Bd. XXXIV).
218. PIETERS (A. J.). — The influence of fruit bearing

on the development of mechanical tissue in some fruit trees. *Ann. f. Bot.*, vol. X, 1896, pp. 511-529.

**219.** PITARD (J.). — Recherches sur l'anatomie comparée des pédicelles floraux et fructifères. Bordeaux, Impr. J. Durand, 1899 (*Thèse Doc. ès-Sc. nat., Paris*). (*Extraits des Actes de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*.)

**220.** PITARD (J.). — De l'évolution des péricycles hétérogènes des plantes ligneuses. *Extraits des C. R. des Séances de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 1899, pp. CIX-CXVI.

**221.** PITARD (J.). — Des productions thyllaires intrapéricycliques. *Extraits des C. R. des Séances de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 1899, pp. CXXIV-CXLI.

**222.** PITARD (J.). — Relations entre l'accroissement du péricycle et des tissus corticaux. *Extraits des C. R. des Séances de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 1910, pp. XLVII-LIV.

**223.** PITARD (J.). — Etirement et affaissement du péricycle. *Extraits des C. R. des Séances de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 1900, pp. LXXXII-LXXXV.

**224.** PITARD (J.). — Des lacunes schizogènes de la région péricyclique. *Extraits des C. R. des Séances de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 1900, pp. LXXXV-LXXXVIII.

**225.** PITARD (J.). — Le péricycle et la taxinomie. *Extraits des C. R. des Séances de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 1901, pp. XLIII-XLVI.

**226.** PITARD (J.). — Valeur anatomique du péricycle. *Extraits des C. R. des Séances de la Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 1901, pp. LXI-LXVII.

**227.** PITARD (Joseph-Charles-Marie). — Recherches sur l'évolution et la valeur anatomique taxinomique du péricycle des Angiospermes. Bordeaux. G. Gounouilhou, 1901, (*Thèse Dipl. Et. Sup. de Pharmacien 1<sup>re</sup> Cl., Bordeaux*).

**228.** POTTER (M. C.). — On the increase in thickness of the stem of Cucurbitaceae. *Proc. Cambridge philos. Soc.*, t. VII, 1889, pp. 14-16, pl. I-II.

**229.** POTTER (M. C.). — Additional note on the thickening of the stem in the Cucurbitaceae. *Proc. Cambridge philos. Soc.*, t. VII, 1890, pp. 65-67.

**230.** PREIN (Rudolf). — Ueber den Einfluss mechanischer Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln. Halle, Buchdr. H. John, 1908, (*Dissert. Bonn*).

**231.** PRILLIEUX (Ed.). — Etude sur la formation et le développement de quelques galles. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 6, t. III, 1876, pp. 113-137, pl. 16-18.

**232.** RAND (Frederick V.). — Pecan rosette : its histology, cytology and relations to other chlorotic diseases. Washington, Government Print. Office, 1922. (*U. S. Dept. of agricult. Bull. N° 1038* 1922).

233. RASDORSKY (Wladimir). — Beiträge zur Lehre von den baumechanischen Prinzipien in der Konstruktion der Pflanzen. *Bull. Soc. des Nat. de Moscou*, Nlle sér. T. XXXI, 1918-1922, pp. 113-119.
234. RASDORSKY (Wladimir). — Ueber die Reaktion der Pflanzen auf die mechanische Inanspruchnahme. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, Bd. XLIII, 1925, pp. 332-352, 2 pl.
235. RATCHINSKY (S.). — Notice sur quelques mouvements opérés par les plantes sous l'influence de la lumière. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 4, t. IX, 1858, pp. 164-184 (*Extr. des Bull. Soc. des naturalistes de Moscou*, 1857).
236. RAUWENHOFF (N. W. P.). — Observations sur les caractères et la formation du liège dans les Dicotylédones. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 5, t. XII, 1869, pp. 347-364.
237. RAY (J.). — Variations des champignons inférieurs sous l'influence du milieu. *Rev. gén. Bot.* t. IX, 1899, pp. 193-212, 255-259, 282-304, pl. 12-17.
238. REGNAULT. — Recherches sur les affinités de structures des tiges des plantes du groupe des Cyclospermées. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 4, t. XIV, 1860, pp. 73-166, pl. 4-9.
239. REICHE (Karl). — Beiträge zur Anatomie der Infloreszenzachsen. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, Bd. V, 1887, pp. 310-318, pl. 5.
240. REIJNVANN (J.) and DOCTERS VAN LEEUWEN (W.). — *Aulax Papaveris* Perris. Its biology and the development and structure of the gall which it produces. *Marcellia*, t. V, 1906, pp. 137-151.
241. RHUMBLER — Cité par Thompson [288, p. 322, fig. 125].
242. RICHTER (Johannes). — Ueber Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse. *Flora*, Bd. LXXVIII, 1894, pp. 399-423.
243. RIPPEL (August). — Die Experimentelle Erzielung von verbänderten Blütenachsen von *Taraxacum officinale* L. durch seitlichen Druck. *Angew. Bot.*, Bd. IV, 1922, pp. 95-106. (Cité par Küster [161]).
244. ROSKAM (Mlle A.). — La structure des tiges grimpantes comparée à celle des tiges dressées. *Mém. Ac. roy. Belg., Cl. Sc.* sér. 2, t. VIII, fasc. 9, 1926 (Mém. présenté à la Cl. des Sc. le 17 août 1925).
245. Ross (Hermann). — Beiträge zur Kenntnis des Assimulationsgewebes und Korkentwicklung armlaubiger Pflanzen. Freiburg in Baden, Buchdr. v. F. W. Meyer ; Berlin, 1887. (*Dissert. Freiburg i. Br.*).
246. Ross (Hermann). — Die Pflanzengallen (Cecidien). Mittel- und Nordeuropas. Iéna, G. Fischer, 1911.
247. Ross (Hermann). — Praktikum der Gallenkunde... Berlin, J. Springer, 1932. (*Biol. Studienbüch.* XII).
248. ROUX (W.). — Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. № III : Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheies.

*Breslauer ärztliche Zeitschr.* Jahrg. VII, 1885, et : *Ges. Abhdg. über Entwickelungsmech. der Organ.*, Bd. II. Leipzig, W. Engelmann, 1895, p. 227-343.

249. ROUX (W.). — Ueber die ersten Theilungen des Frosches und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. *Anat. Anz.*, Bd. VIII, 1893, pp. 605-609, et : *Ges. Abhdg. über Entwickelungsmech. der Organ.*, Bd. II. Leipzig, W. Engelmann, 1895, pp. 920-926.

250. RUSSEL (H. L.). — The effect of mechanical movement upon the growth of certain lower organisms. *Bot. Gazette*, t. XVII, 1892 pp. 8-15.

251. SACHS (Julius). — Physiologie végétale. Recherches sur les conditions d'existence des plantes et sur le jeu de leurs organes. Trad. de l'allemand par Marc Micheli. Paris, Masson, 1868.

252. SACHS (Julius). — Traité de botanique conforme à l'état présent de la Science. Trad. de l'allemand sur la 3<sup>e</sup> éd. par Ph. Van Tieghem. Paris, Savy, 1874.

253. SCHELLENBERG (H. C.). — Zur Entwickelungsgeschichte der Equisetenscheiden. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* Bd. XIII, 1895, pp. 165-174, pl. XVI.

254. SCHENCK (H.). — Ueber die Luftwurzeln von *Avicennia tomentosa* und *Laguncularia racemosa*. *Flora*, LXXII, 1889, pp. 83-88, pl. III.

255. SCHENCK (H.). — Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Theil. 2 : Beiträge zur Anatomie der Lianen. Iéna, G. Fischer, 1893, (*Botanische Mittheilungen aus den Tropen*, hrsg. v. A. F. W. Schimper. Heft 5.)

256. SCHENCK (H.). — Ueber die Zerklüftungsvorgänge in abnormalen Lianenstämmen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXVII, 1895, pp. 581-612, pl. XX-XXI.

257. SCHLEIDEN (M. J.). — Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanzen. 2te Aufl., Theil II. Leipzig, W. Engelmann, 1846.

258. SCHLEIP (Waldemar). — Die Determination der Primitiventwicklung. Eine zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse über das Determinationsgeschehen in den ersten Entwicklungsstadien der Tiere. Leipzig, Akad. Verlags ges., 1929.

259. SCHNEIDER (Camille Karl). — Illustrirtes Handbuch der Laubholzkunde. Charakteristik der in Mitteleuropa heimischen und im Freien angepflanzten angiospermen Gehölz-Arten und Formen mit Ausschluss der Bambuseen und Kakteen. Iéna G. Fischer, 2 vol., 1906-1912.

260. SCHOUTE (J. C.). — Über das Dickenwachstum der Palmen. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg.* (Vol. XXVI), sér. 2, vol. XI, 1912, pp. 1-187.

261. SCHRENK (H. von). — Constriction of twigs by the bag worm and incident evidence of growth pressure. *Ann. Rpt. Missouri bot. Gard.*, t. XVII, 1906, pp. 153-181.

262. SCHÜEPP (Otto). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsblüte. Die Ausbildung der Blütenteile und ihre Abhängigkeit von den Raumverhältnissen innerhalb der Knospe. *Beih. z. bot. Centralbl.*, Bd. XXVIII, Abt. I, 1912, pp. 195-246, pl. I-XI.
263. SCHÜEPP (Otto). — Wachstum und Formwechsel des Sprossvegetationspunktes der Angiospermen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, Bd. XXXII, 1914, pp. 328-339.
264. SCHÜEPP (Otto). — Beiträge zur Theorie des Vegetationspunktes. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, Bd. XXXIV, 1916, pp. 847-857, pl. XXV.
265. SCHÜEPP (Otto). — Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. LVII, 1917, pp. 17-79.
266. SCHÜEPP (Otto). — Ueber den Nachweis von Gewebespannungen in der Sprossspitze. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, Bd. XXXV, 1917, pp. 703-706.
267. SCHÜEPP (Otto). — Zur Kenntnis der Gewebespannungen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, Bd. XXXVII, 1919, pp. 217-223.
268. SCHULZE (Carl). — Über den anatomischen Bau des Blattes und der Achse in der Familie der Phytolaccaceen und deren Bedeutung für die Systematik. Danzig, Dr. v. J. Sauer, 1895, (*Dissert. Erlangen*).
269. SCHWABACH (E.). — Ueber die Vorgänge bei der Sprengung des mechanischen Ringes bei einigen Lianen. *Bot. Centralbl.*, Bd. LXXVI, 1898, pp. 353-361.
270. SCHWARZ (Frank). — Physiologische Untersuchungen über Dickenwachsthum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin, Paul Parey, 1899.
271. SCHWARZ (Walter). — Der Einfluss der Zug-,Knick- und Biegungsbeanspruchung auf das mechanische Gewebesystem der Pflanzen. (Mit Ausschluss des sekundären Dickenwachstums). *Beih. z. bot. Centralbl.*, Bd. XLVI, Abt. 1, 1929, pp. 306-338.
272. SCHWARZ (Walter). — Der Einfluss der Zug-,Knick- und Biegungsbeanspruchung auf das mechanische Gewebesystem der Pflanzen. II. Entgegnung an W. Rasdorsky. *Beih. z. bot. Centralbl.*, Bd. XLVIII, Abt. 1, 1931, pp. 405-424.
273. SCHWENDENER (S.). — Ueber die durch Waschstum bedingte Verschiebung kleinstcr Teilchen in trajektorischen Kurven. *Monatsber. der kgl. preuss. Akad. der wiss. zu Berlin*, 1880, pp. 408-432, pl. I-II, et : *Ges. bot. Abh. v. S. Schwendener*, Bd. I, Berlin, Gebr. Borntraeger, 1898, pp. 3-30, pl. I-II.
274. SCHWENDENER (S.). — Zur Doppelbrechung vegetabilischer Objecte. *Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akad. in Berlin*, 1889, pp. 233-244.
275. SCHWENDENER (S.). — Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik gehalten an der Universität Berlin bearb. und hrsg. von Dr. Carl Holtermann. Leipzig, W. Engelmann, 1909.
276. SERTORIUS (A.). — Beiträge zur Kenntnis der Anatomie

der Cornaceae. Genève. Impr. Romet, 1893, (*Dissert. München*), (Extr. du *Bull. de l'Herbier Boissier*, vol. I, 1893).

277. SOLEREDER (Hans). — Systematische Anatomie der Dicotyledonen. 2 vol. Stuttgart, F. Enke, 1899-1908.

278. SONNTAG (P.). — Ueber die mechanischen Eigenschaften des Roth- und Weissholzer der Fichte und anderer Nadelhölzer. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXIX, 1904, pp. 71-105.

279. SORAUER (Paul). — Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd. I : Die nichtparasitären Krankheiten. 5<sup>te</sup> Aufl. neu bearb. v. Paul Graebner. Berlin, Paul Parey, 1924.

280. SPENCER (Herbert). — On circulation and the formation of wood in plants. *Transact. of the Linnean Soc. of London*, vol. XXV, 1866, pp. 405-429.

281. SPENCER (Herbert). — Principes de biologie. Trad. de l'anglais par M. E. Cazelles, t. II. Paris, Baillière, 1878.

282. STAHL (E.). — Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. *Ienaische Zeitschr. f. Naturwiss.* Bd. XVI, 1883, pp. 162-200, pl. X.

283. STOLL (R.). — Ueber die Bildung des Callus bei Stecklingen. *Bot. Zeitung*, 1874, colon. 737-742, 753-768, 785-799, pl. XII.

284. STOYE (Gerhard). — Ueber den Einfluss allseitigen mechanischen Druckes auf die Entwicklung von Steinfrüchten. Halle, Hohmann, 1915, (*Dissert. Halle*)

285. STRASBURGER (Eduard). — Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Iena, G. Fischer, 1891, (*Histologische Beiträge v. Eduard Strasburger*, Heft III).

286. STRASBURGER (Eduard). — Ueber die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XLIII, 1906, pp. 580-628, pl. III-V.

287. TCHOUPROFF (Olga). — Etudes sur les causes qui déterminent le fractionnement du bois axial chez *Mendoncia Schomburgkiana* Nees et sur l'origine et le développement des tissus cicatrisants. Genève, s. n., 1898, (*Dissert. Genève*), et : *Bull. de l'Herbier Boissier*, t. V, 1897, pp. 326-365.

288. THOMPSON (d'Arcy Wentworth). — On growth and form. Cambridge, At the Univ. Press, 1917.

289. THOUVENIN (Maurice). — Contribution à l'étude anatomique des racines de la famille des Composées. Nancy. Impr. Nancéienne, 1884.

290. THOUVENIN (Maurice). — Des modifications apportées, par une traction longitudinale de la tige. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. CXXX, 1900, pp. 663-665.

291. TITTMANN (H.). — Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms, der Epidermis, des Wachsüberzuges und der Cuticula einiger Gewächse. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd XXX, 1897, pp. 116-154.

292. TRECUL (A). — Etudes anatomiques et organogéniques sur la *Victoria regia* et anatomie comparée du *Nelumbium*, du *Nuphar* et de la *Victoria*. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 4, t. I, pp. 145-172, pl. 12-14.
293. TUBEUF (K. Fr. von). — Monographie der Mistel. München und Berlin, Oldenbourg, 1923.
294. UMBREIT (Charlotte). — Die Wirkung von Zug und Druck auf Fettpolster und Fettzelle des Menschen. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, Bd. XIII, 1931, pp. 397-404.
295. UNGER (F.). — Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Pest, Wien und Leipzig, C. A. Hartleben, 1855.
296. VAN TIEGHEM (Ph.). — Traité de botanique. 2<sup>e</sup> éd., t. I. Paris, F. Savy 1891.
297. VESQUE (J.). — Mémoire sur l'anatomie comparée de l'écorce. *Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 6, t. II, 1875, pp. 82-198, pl. 9-11.
298. VÖCHTING (Hermann). — Zur Physiologie der Knollengewächse. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXIV, 1900, pp. 1-148.
299. VÖCHTING (Hermann). — Zur experimentellen Anatomie. *Nachr. kgl. Ges. wiss. Göttingen, Math. Phys. Cl.*, Bd. XXXVIII 1902, pp. 278-283.
300. VÖCHTING (Hermann). — Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen, H. Laupp, 1908.
301. VUILLEMIN (Paul). — De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Tige des Composées. Paris, Typ. A. Parent, A. Davy, sr., 1884, (*Thèse Doct. Méd. Nancy*).
302. WARBURG (O.). — Ueber Bau und Entwicklung des Holzes von *Caulotretus heterophyllus*. *Bot. Zeitung*, Bd. XLI, 1883, colon. 617-627, 633-640, 649-672, 673-692, 707-711, pl. V.
303. WEIDEL (F.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Cynipidengallen der Eiche. *Flora, N. F.* Bd. II, (Der ganzen Reihe Bd CII), 1911, pp. 279-334.
304. WESTERMAIER (M.). — Ueber die Wachstumsintensität der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. XII, 1879-1881, pp. 439-472, pl. XXVII.
305. WETTSTEIN (Richard R. v.). — Handbuch der systematischen Botanik, 2 te Aufl. Leipzig und Wien, Franz Deuticke, 1911.
306. WEYEL (Fritz). — Die Peridermbildung bei den officinellen Wurzeln. Baruth/Mark-Berlin, Buchdr. J. Särchen, 1930, (*Dissert. Berlin*).
307. WIEDERSHEIM (Walther). — Ueber den Einfluss der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörpern bei Trauerbäumen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. XXXVIII, 1903, pp. 41-69.
308. WILDT (Willi). — Ueber die experimentelle Erzeugung von Festigungslementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. Bonn, Buchdr. Seb. Foppen, 1906, (*Dissert. Bonn.*)

309. WILLE (N.). — Om Fucaceernes Blæerer. *Bihang til Svenska Vetensk. Handlingar*, Bd. XIV, Afd. III, n° 4, 1889.
310. WILLE (N.). — Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminariaceen. *Universitets Progr. for 2det Semester 1897 kgl. Norske Freder. Univers. Christiana, J Kommission hos H. Aschehoug & Co*, 1897.
311. WILSON (Edmund B.). — Appendix. On cleavage and mosaic work. *Arch. Entw.-mech.*, Bd. III, 1896, pp. 19-26, pl. I-II.
312. WILSON (Edmund B.). — The Cell in development and heredity. 3 d. ed. New-York, Macmillan, 1925.
313. WORGITZKY (G.). — Vergleichende Anatomie der Ranken. *Flora*, Bd. LXX, 1887, pp. 2-11, 17-25, 33-46, 49-56, 65-74, 86-96, pl. I.
314. WORTMANN (J.). — Beiträge zur Physiologie des Wachstums. *Bot. Zeitung*. Bd. XLVII, 1889, colon. 229-239, 245-253, 261-272, 277-288, 293-304.
315. YASUDA (Atsushi). — On the comparative anatomie of the Cucurbitaceae, wild and cultivated in Japan. *Journ. of the College of Sc. Imperial Univ., Tokyo*, vol. XVIII, 1903, art. 4.
316. YATSU (Naohidé). — Experiments on cleavage in the egg of *Cerebratulus*. *Journ. of the College of Sc. Imperial Univ., Tokyo*, vol. XXVII, 1910, art. 10.
317. ZIEGLER (H. E.). — Über Furchung unter Fressung. *Verhandl. d. anatomischen Ges. auf der achten Versammlung*. Bd. IX, 1894, pp. 132-146.
318. ZIMMERMANN (A.). — Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Eine kritische Literaturstudie. Iena, G. Fischer, 1896.
319. ZWEIGELT (Fritz). — Blattlausgallen, unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie und Ätiologie. *Centralbl. f. Bakter. Abt. 2, Bd. XLVII*, 1917, pp. 408-535.
320. ZWEIGELT (Fritz). — Blattlausgallen. Histogenetische und biologische Studien an Tetraneura- und Schizoneuragallen. Die Blattlausgallen im Dienste prinzipieller Gallenforschung. Berlin, Paul Parey, 1931, (*Monogr. z. angew. Entomologie*, n° 11, *Beih. z. Zeitschr. f. angewandte Entomologie*, *Beih. z. Bd. XVII*).

## EXPLICATION DES PLANCHES

### PLANCHE XIII

- Phot. 1. — Cellules épidermiques d'une tige de *Viscum album* L. de 5 mm. de diamètre (coupe transversale).  $\times 205$ .
- Phot. 2. — Portion du réceptacle d'un capitule sain de *Senecio Jacobaea* L. (coupe longitudinale).  $\times 40$ .
- Phot. 3. — Portion correspondante du réceptacle d'un capitule de *Senecio Jacobaea* L. attaqué par *Stictodiplosis Jacobaeae* H. Löw.  $\times 40$ .
- Phot. 4.—Epiderme d'un fruit normal de *Papaver dubium* L.(coupe transversale)  $\times 77$ .
- Phot. 5.—Epiderme d'un fruit de *Papaver dubium* L. attaqué par *Aulax papa-veris* Perris (coupe transversale).  $\times 77$ .
- Phot. 6. — Epiderme d'un fruit de *Papaver dubium* L. attaqué par *Aulax papaveris* Perris (étirement très accentué).  $\times 450$ .
- Phot. 7. — Tige d'*Helianthus annuus* L. encerclée. (Grandeur naturelle).
- Phot. 8. — Fruit de *Cucurbita maxima* Duch encerclé.  $\times 1/7$ .

### PLANCHE XIV

- Phot. 9. — Coupe longitudinale de la partie externe d'un fruit de *Cucurbita maxima* Duch effectuée dans la région de transition située entre le bandage et la partie normale renflée.  $\times 340$ .
- Phot. 10. — Région externe de la partie normale d'une tige de *Rosa* L.  $\times 60$ .
- Phot. 11. — Région externe de la partie encerclée de la même tige.  $\times 60$ .
- Phot. 12. — Région externe d'une tige normale de *Prunus Laurocerasus* L.  $\times 60$ .
- Phot. 13. — Région externe de la partie encerclée de la même tige.  $\times 60$ .

### PLANCHE XV

- Phot. 14. — Coupe transversale de la partie normale d'une tige d'*Acer Pseudoplatanus* L.  $\times 14$ .
- Phot. 15. — Coupe transversale de la partie encerclée de la même tige.  $\times 14$ .
- Phot. 16. — Portion de la coupe précédente (région supérieure).  $\times 40$ .
- Phot. 17. — Portion de la même coupe (région de gauche).  $\times 40$ .
- Phot. 18. — Portion d'une coupe transversale d'une tige encerclée de *Cucurbita maxima* Duch.  $\times 40$ .
- Photo.19.—Portion correspondante de la partie normale de la même tige.  $\times 40$ .

## PLANCHE XVI

- Phot. 20. — Portion centrale de la moelle d'une jeune tige encerclée de *Dahlia variabilis* Desf.  $\times 60$ .
- Phot. 21. — Coupe transversale d'une tige normale de *Dahlia variabilis* Desf. plus âgée.  $\times 12$ .
- Phot. 22. — Coupe transversale de la partie encerclée de la même tige.  $\times 12$ .
- Phot. 23. — Coupe transversale d'une jeune tige normale d'*Helianthus annuus* L.  $\times 40$ .
- Phot. 24. — Coupe transversale de la partie encerclée de la même tige.  $\times 40$ .

## PLANCHE XVII

- Phot. 25. — Coupe transversale d'une tige normale d'*Helianthus annuus* L.  $\times 12$ .
- Phot. 26. — Coupe transversale de la région encerclée de la même tige.  $\times 12$ .
- Phot. 27. — Coupe transversale d'une autre tige normale d'*Helianthus annuus* L.  $\times 40$ .
- Phot. 28. — Portion d'une coupe transversale de la partie encerclée de la même tige.  $\times 40$ .
- Phot. 29. — Autre partie de la coupe précédente.  $\times 40$ .
- Phot. 30. — Portion d'une autre coupe transversale de la partie encerclée de la même tige.  $\times 60$ .

## PLANCHE XVIII

- Phot. 31. — Coupe transversale de la région périphérique d'une tige normale de *Datura Stramonium* L.  $\times 205$ .
- Phot. 32. — Coupe transversale de la même tige.  $\times 12$ .
- Phot. 33. — Coupe transversale de la partie encerclée de la même tige.  $\times 12$ .
- Phot. 34. — Coupe transversale de la partie normale d'une autre tige de *Datura Stramonium* L.  $\times 12$ .
- Phot. 35. — Coupe transversale de la partie encerclée de la même tige.  $\times 12$ .
- Phot. 36. — Portion d'une coupe transversale des tissus périphériques de la partie normale d'une tige de *Phytolacca decandra* L.  $\times 205$ .
- Phot. 37. — Portion d'une coupe transversale des tissus périphériques de la partie encerclée de la même tige.  $\times 205$ .

TABLE DES ARTICLES ORIGINAUX CONTENUS  
DANS LE TOME QUARANTE-SIX

Étude biochimique de <i>Bacterium xylinum</i> , par Mlle COZIC.	1, 75, 172, 209, 268,	337
Effets de l'affection dite « Mottle Leaf » sur la structure cellulaire des <i>Citrus</i> , avec 10 figures, par MM. S. REED et J. DUFRÉNOY.....		33
La vie d'animaux assurée pendant plusieurs années dans des vases de verre hermétiquement clos en présence de plantes vertes, par M. J. BEAUVERIE.....		45
Recherches cytologiques sur les pigments anthocyaniques et les composés oxyflavoniques, avec 21 figures et 12 planches, (suite et fin), par M. A. GUILLIERMOND.....	50	88
Le développement des algues et la réfrangibilité de la lumière, avec 67 figures et 1 planche, par M. E. C. TEODORESCO..	65, 157, 229, 289,	360
La flore et le climat d'un vallon des Albères, avec 6 figures et 7 planches, par M. Ad. DAVY DE VIRVILLE.....		129
Sur la protection des plantes vivaces de haute montagne par la persistance des organes foliacés, avec 4 planches, par MM. J. BOUGET et Mlle A. DUSSEAU.....		193
Propriétés physiques du protoplasma des Myxomycètes, par M. W. SEIFRITZ.....		200
Notice sur Gustave Chauveauaud, avec une planche, par M. H. CHERMEZON.....		257
A propos de deux Papavéracées aberrantes : l' <i>Oceanopavero neo-caledonicum</i> Guillaumin et le <i>Meconopsis chelidonifolia</i> Bur. et Franch. Application de l'anatomie à l'étude de la filiation ; esquisse d'une méthode, avec 4 figures, par M. J. FRIEDEL.....		321
Influence de l'étiement sur les cellules végétales, avec 23 figures et 6 planches, par M. Gabriel GARNIER, 332, 420, 506, 562, 604, 688,		735
Étude anatomique de la plantule de Sorgho, avec 14 figures, par M. A. REZNICK.....		385
Sur les constantes de comparaison utilisées dans les recherches relatives aux variations de substance dans les feuilles, par M. E. MICHEL-DURAND.....		449

La galle de <i>Perrisia Carpini</i> (F. Lœw) sur <i>Carpinus Betulus</i> L., avec 6 figures dans le texte, par M. C. CHRISTMANN.....	470
Étude phytosociologique du Dévoluy, avec 30 figures dans le texte, 8 planches et 1 carte, par M. C. GABRIEL, 484, 550, 621, 688, Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal.	722
I. — Le métabolisme des substances azotées chez une plante ligneuse développée en atmosphère chaude et humide, par M. Raoul COMBES, avec 2 figures dans le texte.....	513
Observations sur quelques Géliadiacées, avec 11 figures dans le texte, par MM. J. FELDMANN et G. HAMEL.....	528
Fructifications du Westphalien du Nord de la France, avec 2 figures dans le texte et 4 planches, par M. Alfred CARPENTIER..	577
Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal.	
II. — L'absorption de la matière minérale et l'élaboration de la matière organique chez une plante herbacée développée à des intensités lumineuses différentes, avec 7 figures dans le texte, par Mlle J. PANCHAUD.....	586
Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal.	
III. — La respiration des tissus foliaires formés à des intensités lumineuses différentes, avec 2 figures dans le texte, par Mlle A.-M. BRONNER.....	641
Recherches écologiques sur la flore des flaques du littoral de l'Océan atlantique et de la Manche, avec 19 figures dans le texte et 20 planches, (à suivre) par M. Ad. DAVY DE VIRVILLE ...	735
Bibliographie.....	448
Chroniques et Nouvelles.....	63, 191

TABLE DES PLANCHES CONTENUES  
DANS LE TOME QUARANTE-SIX

---

- Planche I. — Spectrogrammes des verres BG4, UG1 et BG4 + RG2.  
 Planches II-VIII. — La flore du ravin de Pouade.  
 Planche IX. — Saxifrages.  
 Planche X. — Gentianes.  
 Planche XI. — *Potentilla nivalis*.  
 Planche XII. — *Avena montana*.  
 Planches XIII-XVIII. — Étirement chez les végétaux.  
 Planche XIX. — Gustave Chauveauad.  
 Planches XX-XXXIX. — Flaques d'algues du littoral de l'Océan atlantique et de la Manche.  
 Planches XL-XLV. — Végétation du Dévoluy.

- Planche XLVI. — *Crossotheca Chailleti* n. sp. et *Boulaya praelonga* n. sp.
- Planche XLVII. — *Crossotheca* sp. aff. *Cr. Chailleti* n. sp.
- Planche XLVIII. — *Crossotheca Chailleti* n. sp.
- Planche XLIX. — *Crossotheca Guepini* Zeiller.

TABLE DES ARTICLES ORIGINAUX DU  
TOME QUARANTE-SIX PAR NOMS D'AUTEUR

BEAUVERIE (J.). — La vie d'animaux assurée pendant plusieurs années dans des vases de verre hermétiquement clos en présence de plantes vertes.....	45
BOUGET (J.) et DUSSEAU (Mlle A.). — Sur la protection des plantes vivaces de haute-montagne par la persistance des organes foliacés, <i>avec 4 planches</i> .....	193
BRONNER (Mlle A.-M.). — Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. — III. La respiration des tissus foliaires formés à des intensités lumineuses différentes, <i>avec 2 figures dans le texte</i> .....	641
CARPENTIER (Alfred). — Fructifications du Westphalien du Nord de la France, <i>avec 2 figures dans le texte et 4 planches</i> .....	577
CHERMEZON (H.). — Notice sur Gustave Chauveauaud, <i>avec une planche</i> .....	257
CHRISTMANN (G.). — La galle de <i>Perrisia Carpini</i> (F. Lœw) sur <i>Carpinus Betulus</i> L., <i>avec 6 figures dans le texte</i> .....	470
COMBES (Raoul). — Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. — I. Le métabolisme des substances azotées chez une plante ligneuse développée en atmosphère chaude et humide, <i>avec 2 figures dans le texte</i> .....	513
COZIC (Mlle). — Étude biochimique de <i>Bacterium xylinum</i> , 1, 75, 172, 209, 268,	337
DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — La flore et le climat d'un vallon des Albères, <i>avec 6 figures et 7 planches</i> .....	129
DAVY DE VIRVILLE (Ad.). — Recherches écologiques sur la flore des flaques du littoral de l'Océan atlantique et de la Manche, <i>avec 19 figures dans le texte et 20 planches</i> .....	735
DUFRÉNOY (J.). — Voir REED (S.).	
DUSSEAU (Mlle). — Voir BOUGET (J.).	
FELDMANN (J.) et HAMEL (G.). — Observations sur quelques Gélidiacées, <i>avec 11 figures dans le texte</i> .....	528

FRIEDEL (J.). — A propos de deux Papavéracées aberrantes : <i>Oceanopapaver neo-caledonicum</i> Guillaumin et le <i>Meconopsis chelidonifolia</i> Bur. et Franch. Application de l'anatomie à l'étude de la filiation ; esquisse d'une méthode, avec 4 figures.. .	321
GABRIEL (C.). — Étude phytosociologique du Dévoluy, avec 30 figures dans le texte, 8 planches et 1 carte. 484, 550, 621, 688,	735
GARNIER (Gabriel). — Influence de l'étiement sur les cellules végétales, avec 23 figures dans le texte et 6 planches. 332, 420, 506, 562, 604, 688,	735
GUILLIERMOND (A.). — Recherches cytologiques sur les pigments anthocyaniques et les composés oxyflavoniques, avec 21 figures et 12 planches (suite et fin).....	50, 88
HAMEL (G.). — Voir FELDMANN.	
MICHEL-DURAND (E.). — Sur les constantes de comparaison utilisées dans les recherches relatives aux variations de substance dans les feuilles.....	449
PANCHAUD (Mlle J.). — Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal.—II. L'absorption de la matière minérale et l'élaboration de la matière organique chez une plante herbacée développée à des intensités lumineuses différentes, avec 7 figures dans le texte.....	586
REED (S.) et DUFRÉNOY (J.). — Effets de l'affection dite « Mottle Leaf » sur la structure cellulaire des <i>Citrus</i> , avec 10 fig..	33
REZNIK (A.). — Étude anatomique de la plantule de Sorgho, avec 14 figures dans le texte.....	385
SEIFRITZ (W.). — Propriétés physiques du protoplasma des Myxomycètes.....	200
TÉODORESCO (E.-C.). — Le développement des Algues et la réfrangibilité de la lumière, avec 67 figures et 1 planche. 65, 157, 229, 289,	360

## ERRATUM

Dans le mémoire de M. Beauverie, intitulé : *La vie d'animaux assurée pendant plusieurs années, dans des vases de verre hermétiquement clos en présence de plantes vertes*, paru dans la livraison de janvier 1934, n° 541, tome quarante-six de la *Revue générale de Botanique*, p. 45, le premier paragraphe est peu compréhensible par suite d'interversions de membres de phrases.

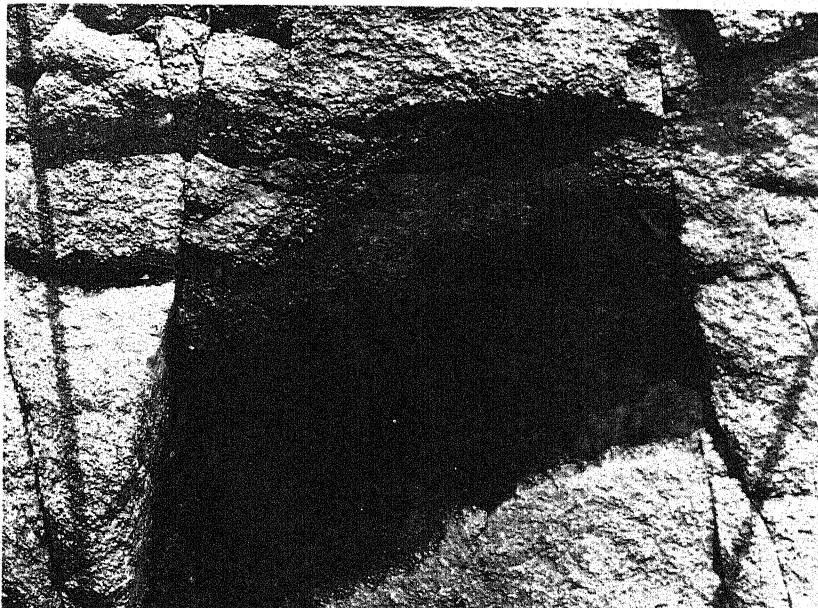
Rétablir le texte comme suit :

« Nous avons, dans plusieurs notes antérieures, montré que les plantes vertes peuvent vivre en parfait état et même se développer activement d'une vie végétative, pendant plusieurs années. Toutefois, nous n'avons pas observé la production de graines ou de spores (Fougères) et nous avons rappelé le mécanisme de ce phénomène... » etc.

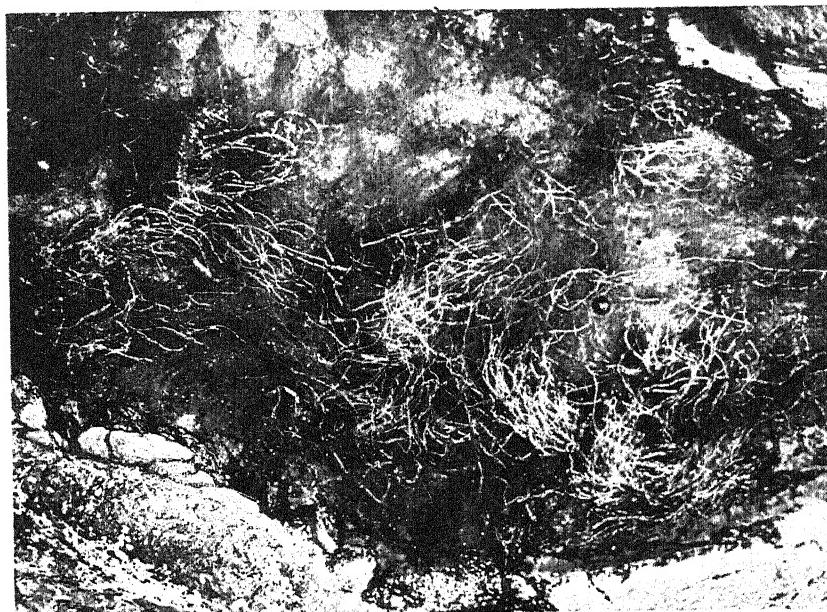




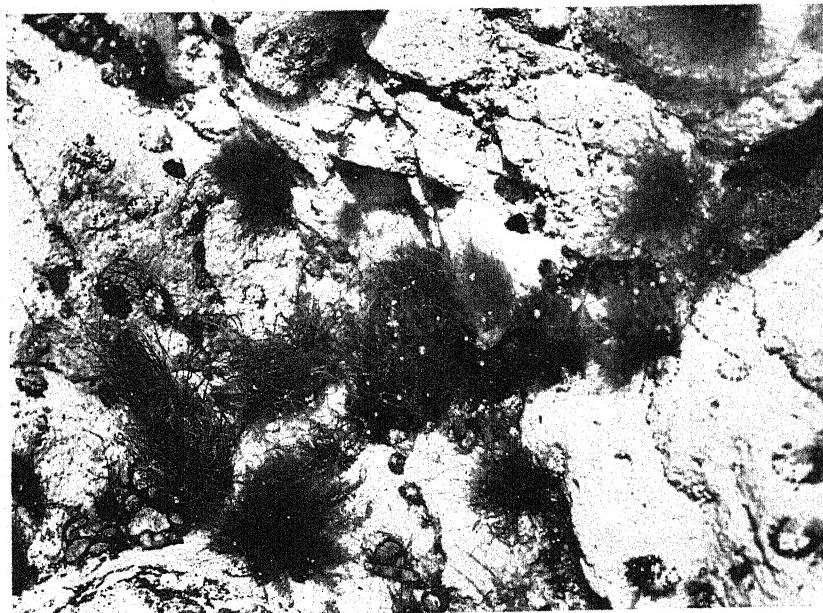
1. Plaque à *Chetomorpha aerea*.







1. Flaque à *Enteromorpha compressa*.



AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

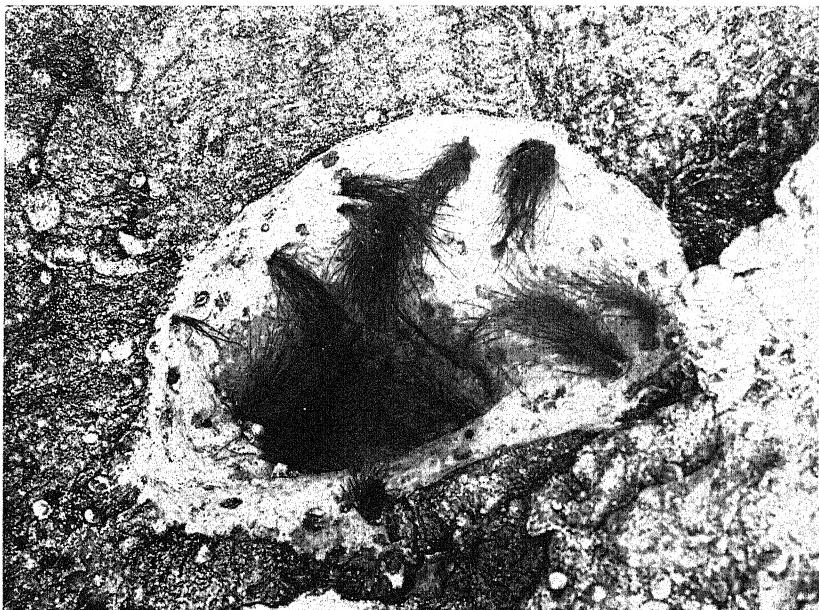
BOUAN, Imp.

2. Flaque à *Lithophyllum incrustans* et *Enteromorpha compressa*.





1. Flaque à *Lithophyllum incrassans*.

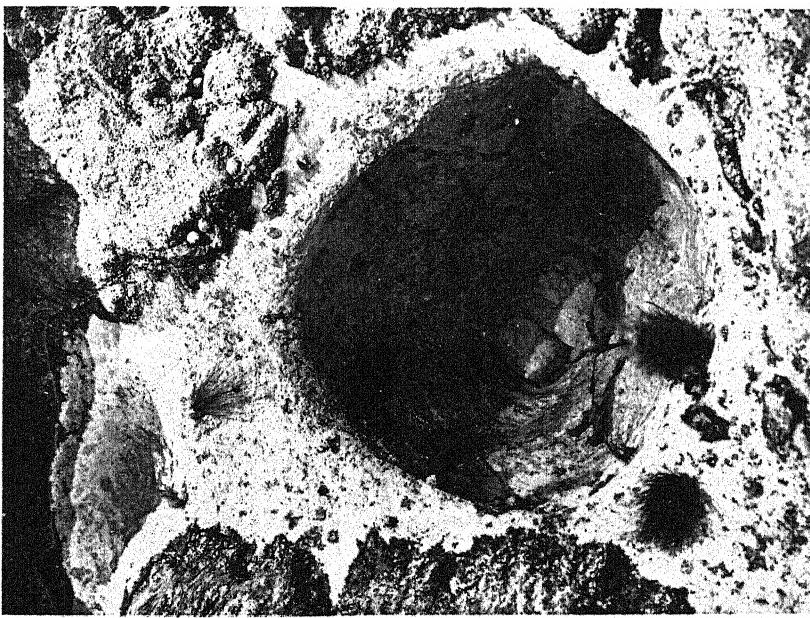


Ad. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

BOUAN, Imp.

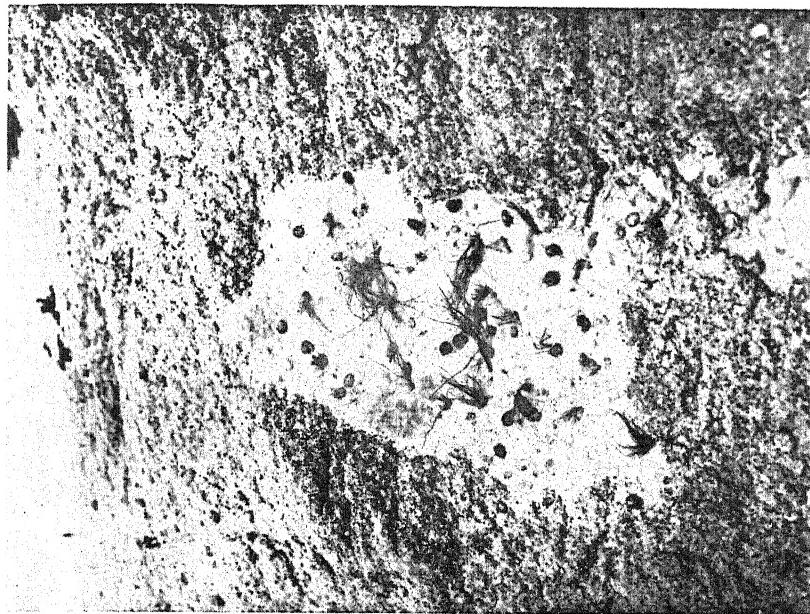
2. Flaque à *Lithophyllum incrassans* et *Scytopsiphon lomentaria*.





A.D. DAVIS DE VIRVILLE, Phot.

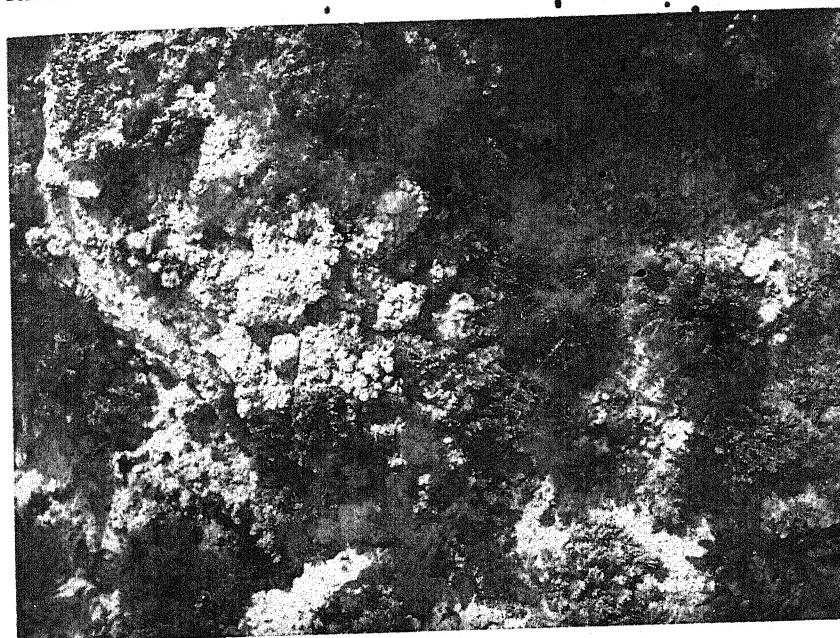
1. Marmite de géant avec algues calcaires et quelques Phéophycées et Floridées,



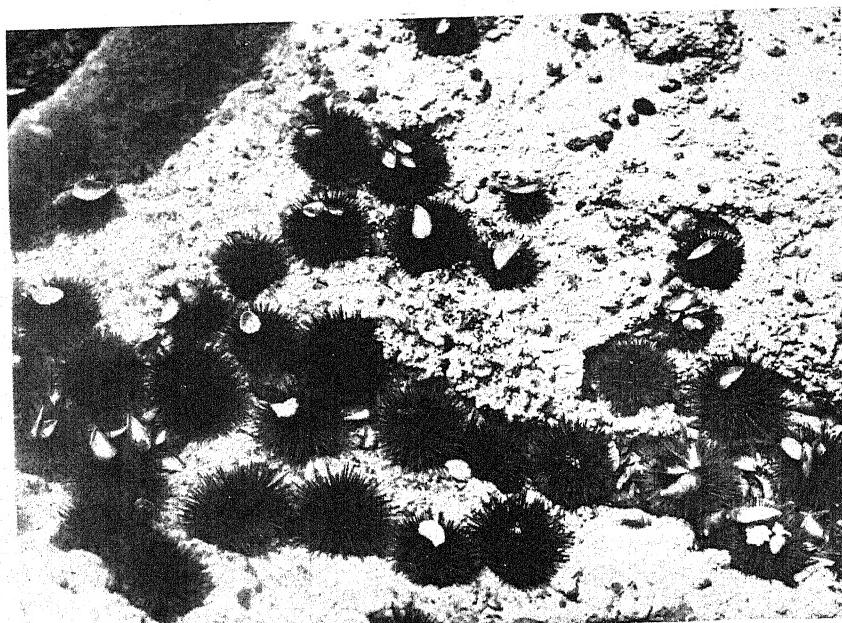
BOUDAN, Imp.

2. Fluque à algues calcaires et diverses autres espèces d'algues et d'animaux.





1. Flaque à algues calcaires, Corallines et *Ceramium*.

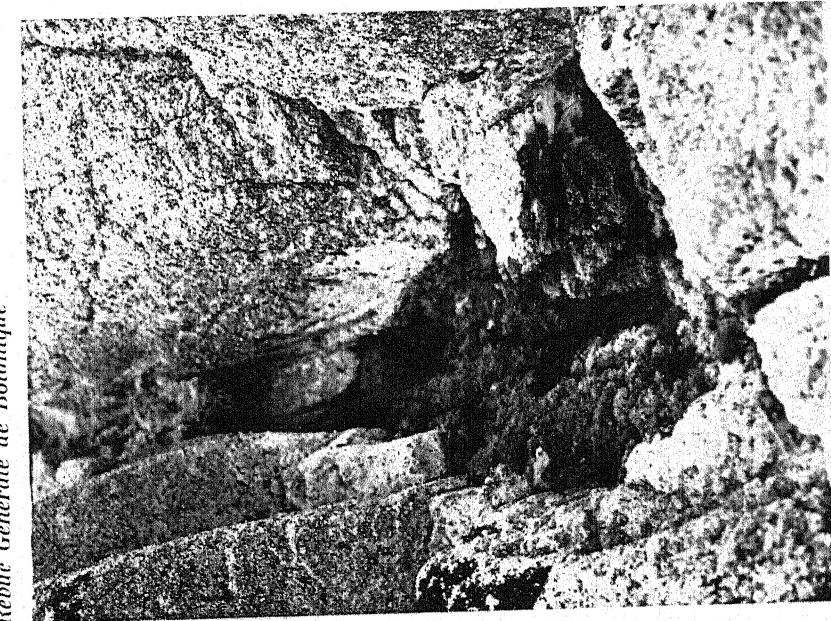


AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

BOUAN, Imp.

2. Flaque à algues calcaires et à oursins.



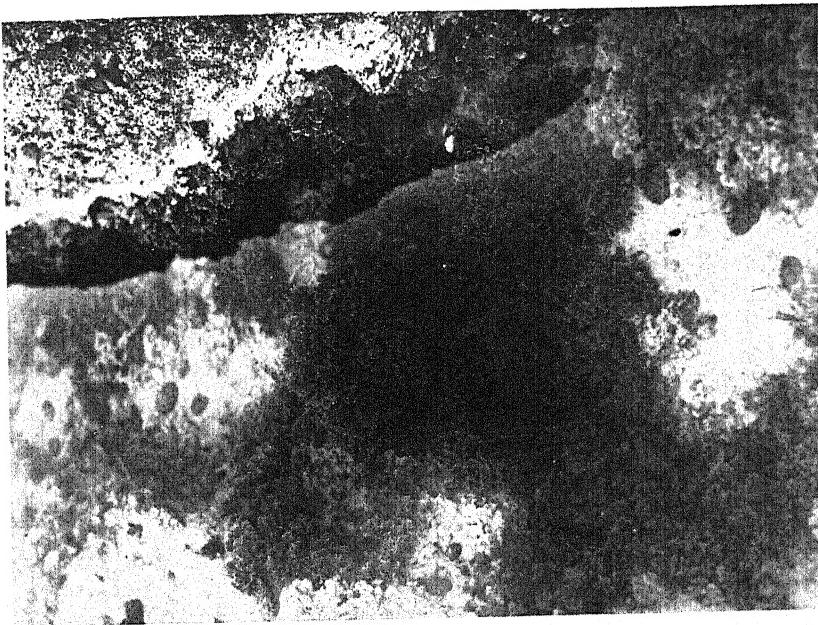


F. CHARRON, Phot.  
1. Plaque à Corallines.

AB. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

BOUAS, Imp.

2. Détail d'une plaque à Corallines.



AB. DAVY DE VIRVILLE, Phot.  
2. Détail d'une plaque à Corallines.

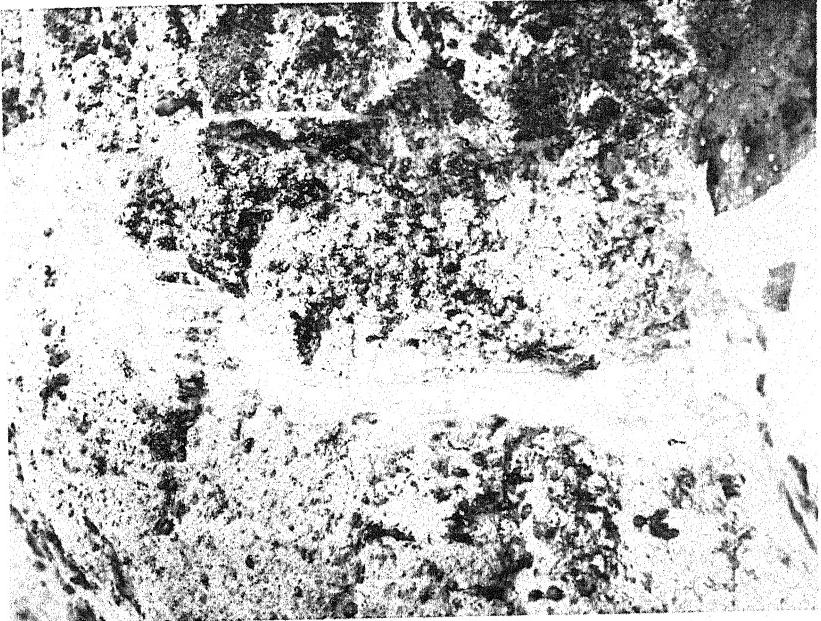
BOUAS, Imp.





Ap. DAVY DE VILLE, Phot.

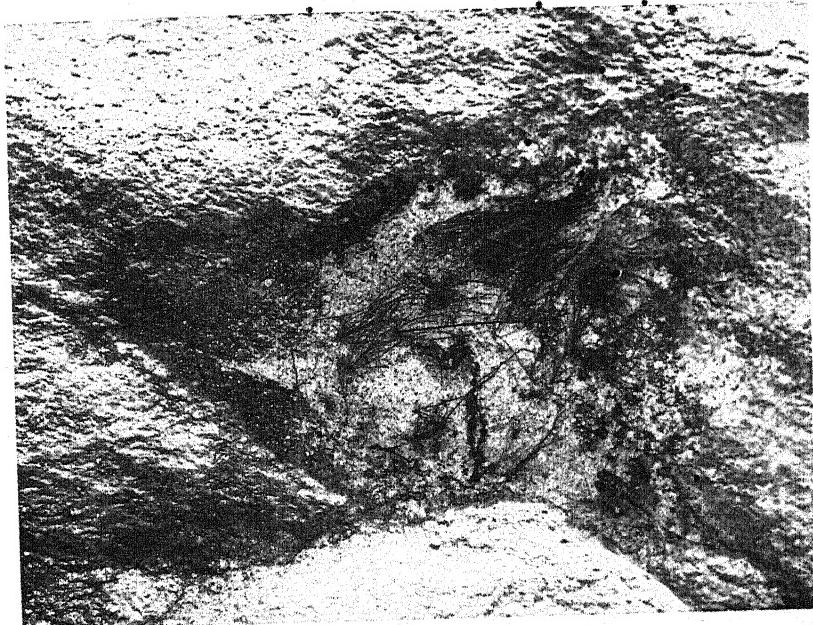
1. Suintement d'eau de mer peuplé d'algues calcaires et de diverses autres espèces.



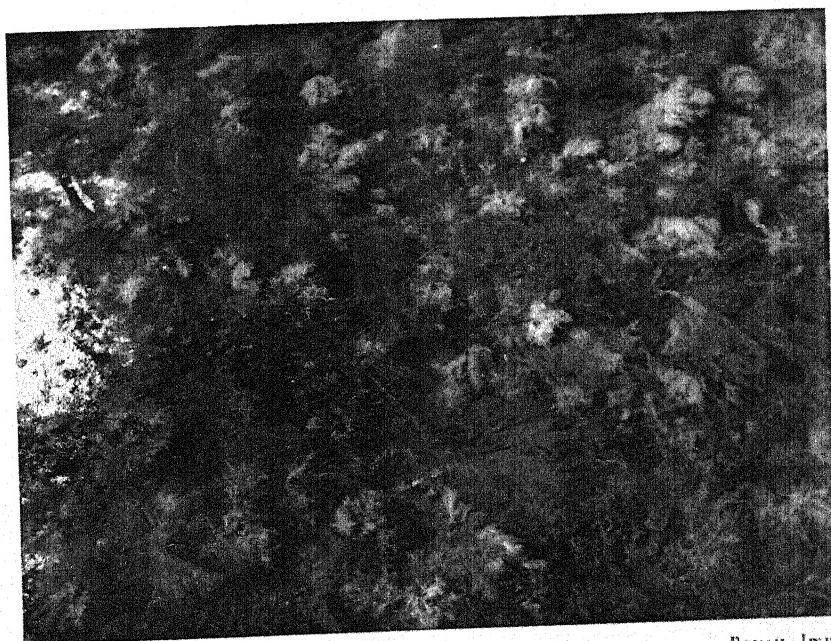
Bouan, Imp.

2. Cascade d'eau de mer avec abondant développement d'algues calcaires.





1. Flaque à Entéromorphes, Chaetomorphes, Ulves, Scytoniphon et Fucus.



AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

BOUAN, Imp.

2. Flaque à Ceramium, Ulves et Ectocarpes.





1. Flaque à *Cystoseira fœniculacea* et *Enteromorpha compressa*.

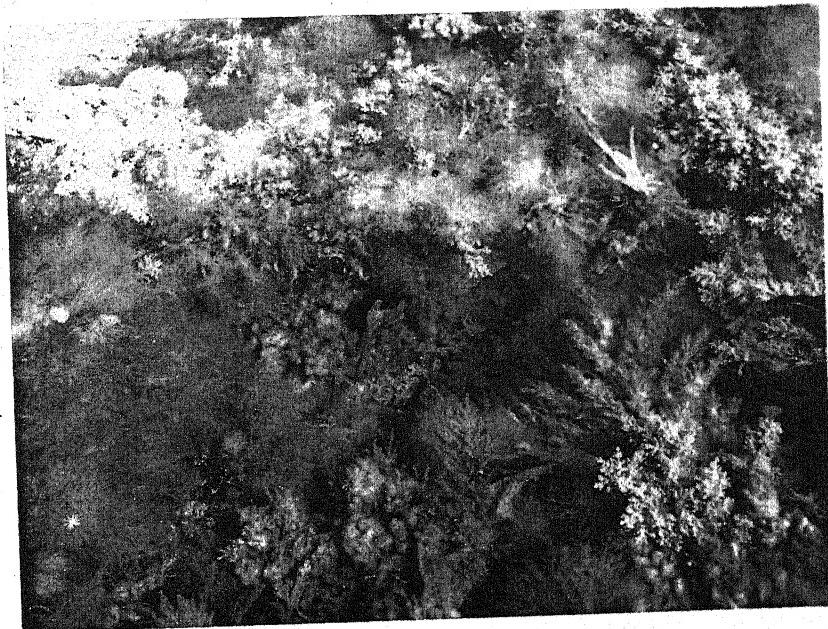


AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

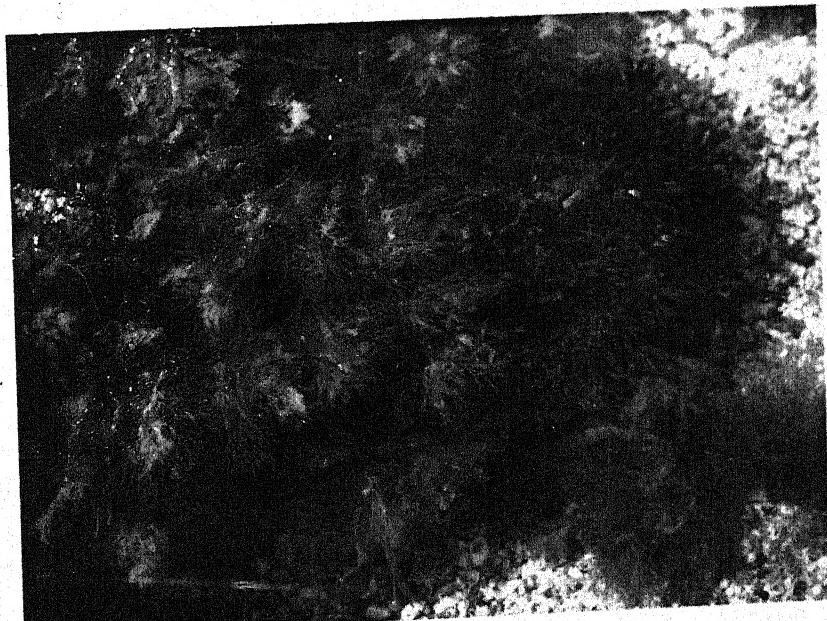
BOUAN, Imp.

2. Flaque à *Cystoseira fibrosa* et *Corallina officinalis*.





1. Flaque avec Cystosires et autres algues.

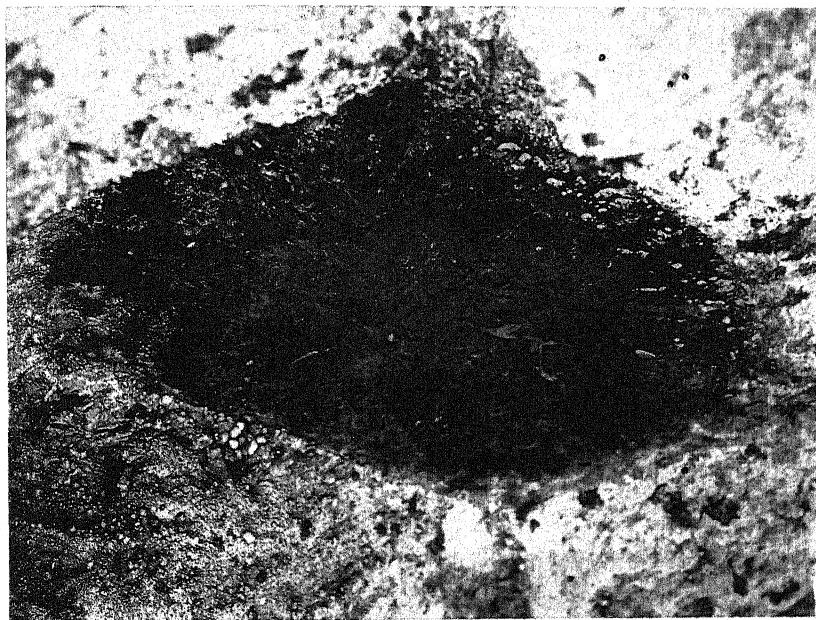


AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

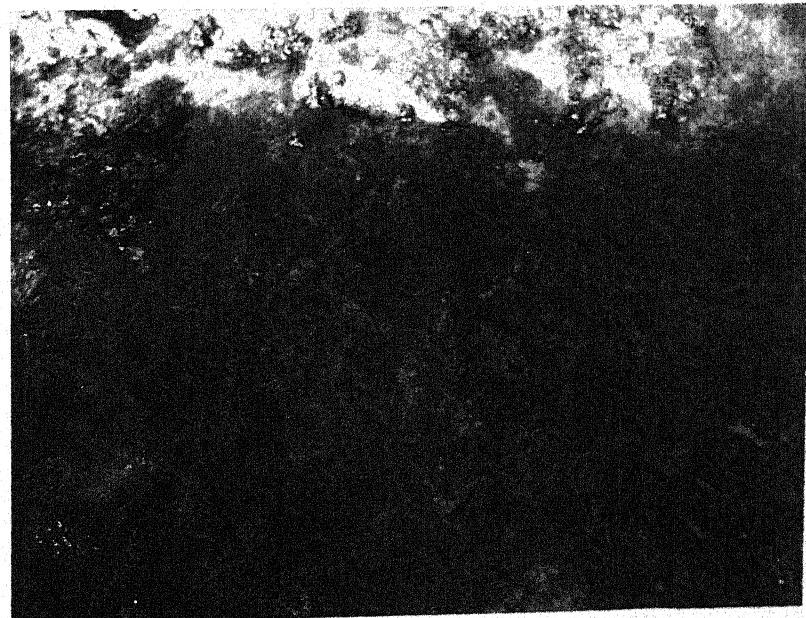
BOUAN, Imp.

2. Flaque avec Ulves, Ceramium et Codium.





1. Flaque à *Halopithys pinastroides* et diverses autres algues.



AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

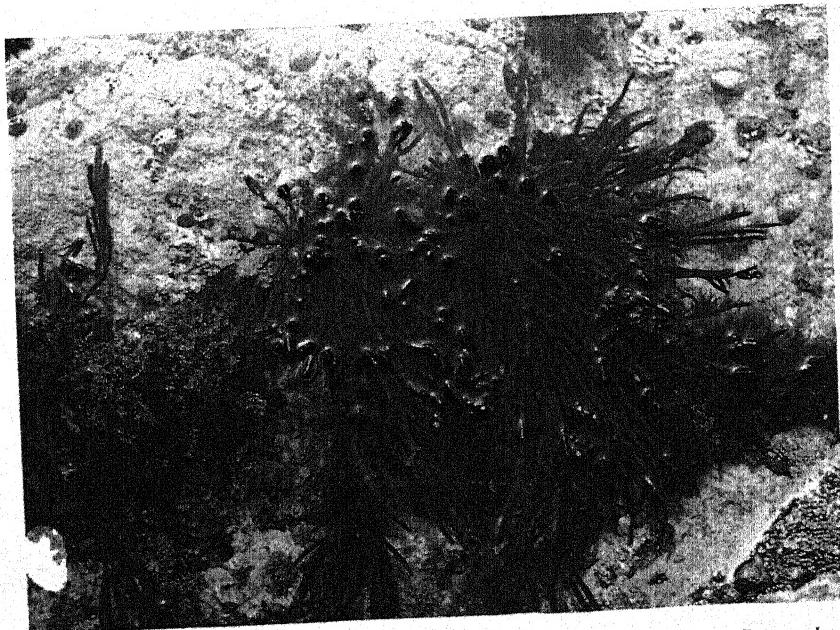
BOCAN, Imp.

2. Détail d'une plaque à *Halopithys pinastroides* pendant l'hiver.





1. Flaque à *Punctaria*.

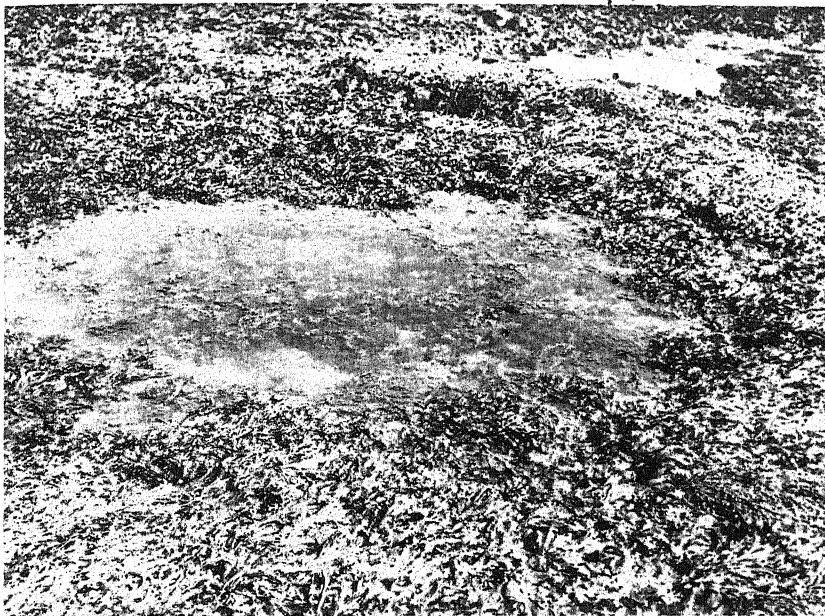


BOUAN, Imp.

AD. DAVY DE VIRVILIE, Phot.

2. Flaque à *Bifurcaria tuberculata*.





1. Flaque avec *Ulve*, *Ceramium*, *Pilayella*, *Colpomenia* et quelques *Cystosires*  
dans la zone de l'*Ascophyllum nodosum*.

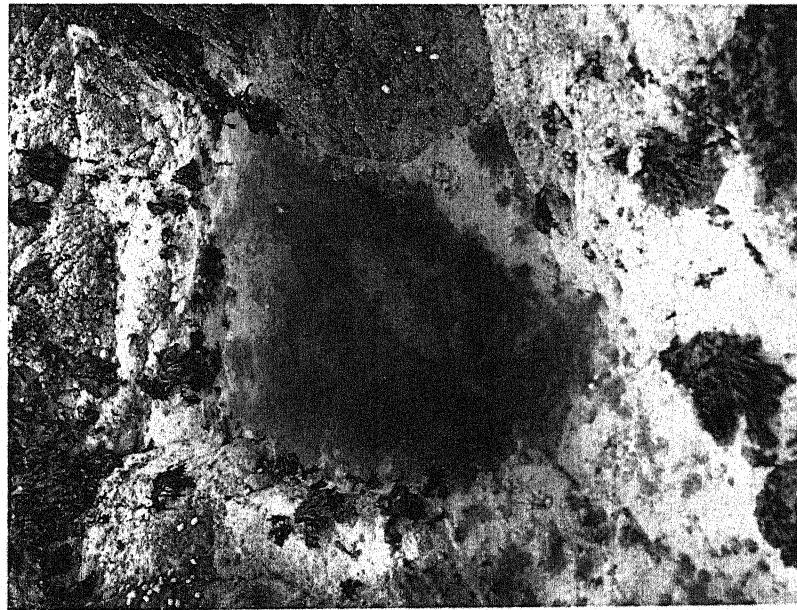


AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

BOUAN, Imp.

2. Flaque à *Fucus serratus* dans la zone de l'*Ascophyllum nodosum*.





AN. DAVY DE VILLENIÉ. Phot.

1. Type de flaque sur côte rocheuse battue par les vagues.



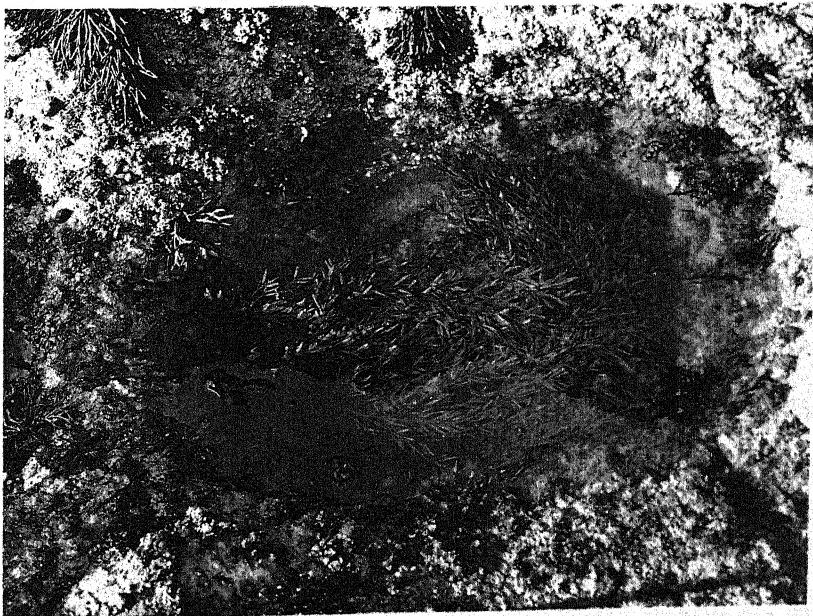
BOUAS. Imp.

2. Détail de la flore d'une flaque sur côte rocheuse battue par les vagues.





1. Flaque à flore très variée : *Laminaria*, *Rhodymenia*, *Ulva*,  
*Chondrus*, *Corallina* et *Phyllophora*.

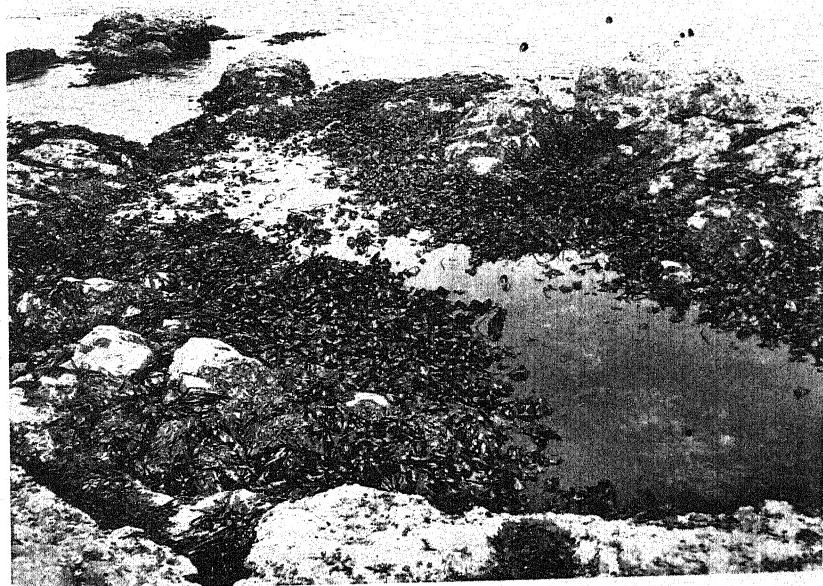


AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

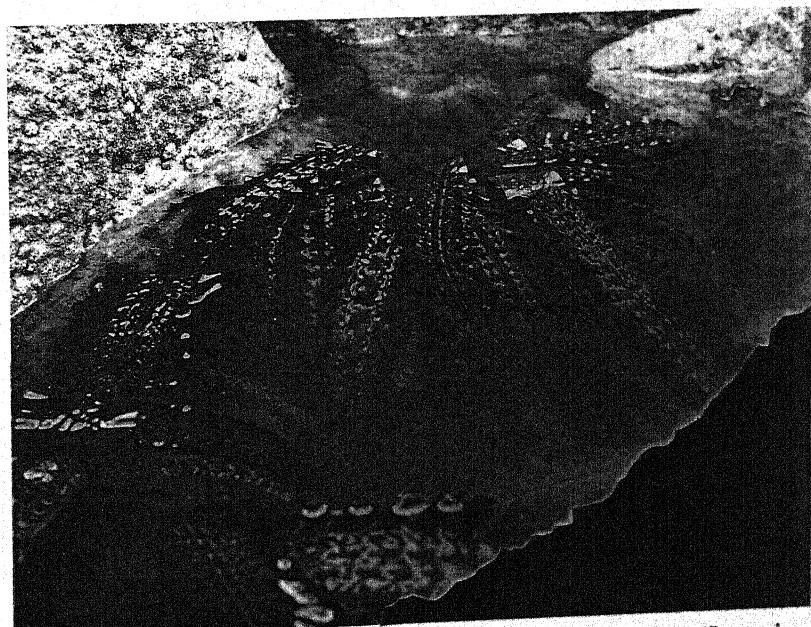
BOUAN, Imp.

2. Flaque à *Halydris siliquosa* et quelques autres espèces.





1. Grande flaue à *Laminaria flexicaulis*.



BOUAN, Imp.

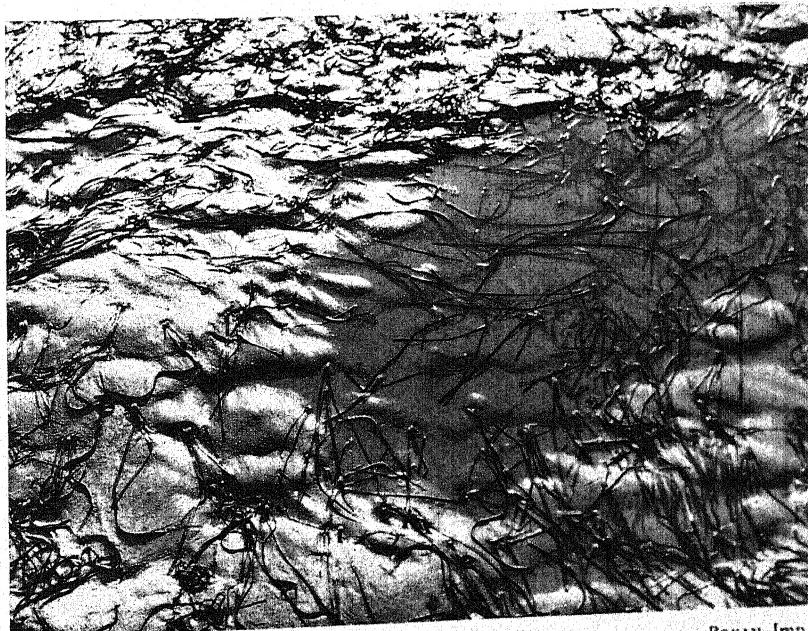
AD. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

2. Flaque à *Laminaria saccharina*.





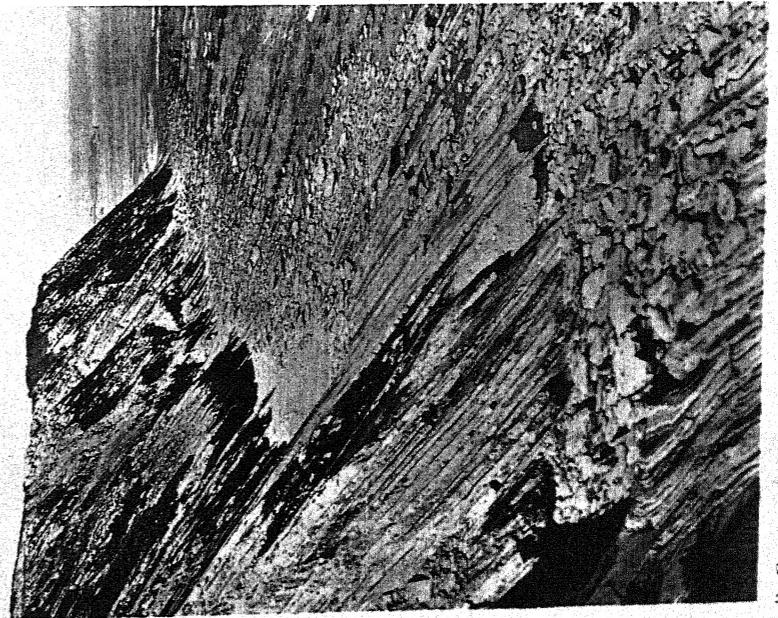
1. Flaque à *Himanthalia lorea*



BOUAN, Imp.

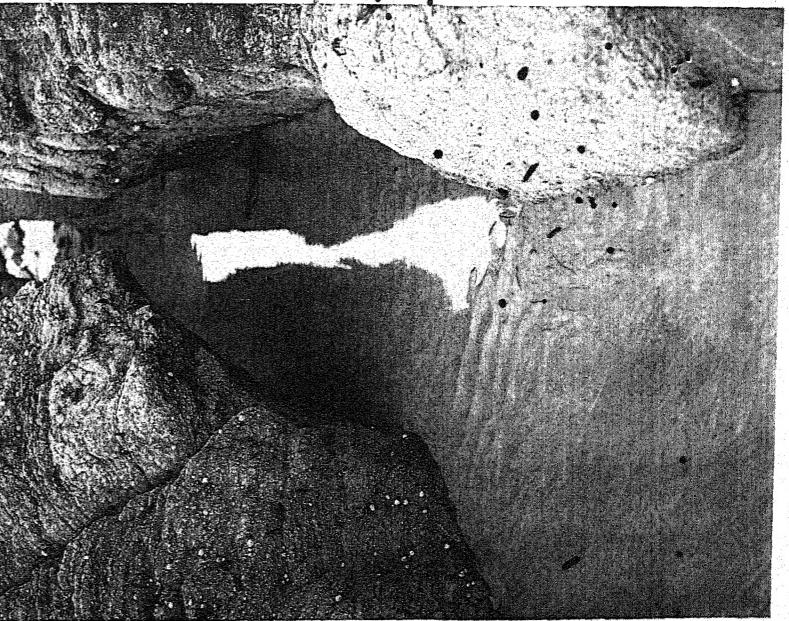
A.D. DAVY DE VIRVILLE, Phot.

2. Flaque à *Zostera marina*.



R. Gauthier, Phot.

1. Falaise du Socco auprès de St-Jean-de-Luz.



Bouan, Imp.

2. Plaque sans algues.